АКАДЕМИЯ НАУК СССР

СПОРОВЫЕ РАСТЕНИЯ

10

ИЗДАТЕЛЬСТВО АКАДЕМИИ НАУК СССР

COMMONWEALTH MYCOLOGICAL INSTITUTE
23 MAY 1960

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

ACTA INSTITUTI BOTANICI NOMINE V. L. KOMAROVII ACADEMIAE SCIENTIARUM UNIONIS RERUM PUBLICARUM SOVETICARUM SOCIALISTICARUM

SERIES II, 1956

PLANTAE CRYPTOGAMAE

a prof. Dr. V. P. Savicz redactae

FASC. X

TYPIS ET IMPENSIS ACADEMIAE SCIENTIARUM URSS
MOSQUA · MCMLVI · LENINGRAD

ТРУДЫ БОТАНИЧЕСКОГО ИНСТИТУТА им. В. Л. КОМАРОВА
АКАДЕМИИ НАУК СССР

СЕРИЯ II, 1956

СПОРОВЫЕ РАСТЕНИЯ

Под редакцией заслуженного деятеля науки РСФСР
проф. В. П. Савича

ВЫПУСК 10

ИЗДАТЕЛЬСТВО АКАДЕМИИ НАУК СССР
МОСКВА · 1956 · ЛЕНИНГРАД

ТРУДЫ БОТАНИЧЕСКОГО ИНСТИТУТА ИМ. В. Л. КОМАРОВА
АКАДЕМИИ НАУК СССР

СЕРИЯ II, ВЫП. 10, 1956

Е. К. КОСИНСКАЯ

К ФЛОРЕ ПРЕСНОВОДНЫХ ВОДОРОСЛЕЙ НОВОСИБИРСКИХ ОСТРОВОВ

Настоящая статья представляет собой результат обработки коллекции водорослей с острова Котельного (из группы Новосибирских островов), переданной нам для определения зимой 1947 г. проф. Б. Н. Городковым.

Общее число просмотренных проб 57, причем 16 из них были собраны Б. Н. Городковым, а 41 — Е. С. Короткевичем из разных мест указанного острова.

Всего нам удалось определить 141 систематическую единицу (виды, разновидности, формы) из различных групп водорослей,[1] для данного района приводимых впервые, которые относились к следующим систематическим типам: *Cyanophyta* — 25, *Chrysophyta* — 1, *Xanthophyta* (*Heterocontae*) — 2, *Euglenophyta* — 5; *Chlorophyta*: подтип *Chlorophyceae* — 20, подтип *Conjugatae* — 88.

Ниже даем подробные сведения о них и отмечаем частоту их встречаемости в пределах каждой пробы. Для определения последней нами взяты следующие обозначения: rrr — единичные экземпляры, rr — очень редко, r — редко, + — заметное количество, с — много, сс — очень много, ∞ — массы.

I. ПРОБЫ ВОДОРОСЛЕЙ, СОБРАННЫЕ Б. Н. ГОРОДКОВЫМ НА ЗАПАДНОМ ПОБЕРЕЖЬЕ о. КОТЕЛЬНОГО В 1947 г.

№ 1. Низинка на молодом моховом болоте на берегу моря, 9 VI.
№ 2. Выжимки из мхов, собранных на гипновом болотце, 18 VI.
№ 3. Там же, 18 VI.
№ 4. Нитчатые зеленые водоросли в весеннем ручейке среди полигональной пустыни, 18 VI.
№ 5. *Stratonostoc commune* на поверхности и в верхнем слое торфа на осохшем болоте, 22 VI.
№ 6. Нитчатые водоросли из лужи-озерка на гипновом болотце, 23 VI.
№ 7. Выжимки из мхов, растущих на окраине лужи среди гипнового болотца, 24 VI.
№ 8. Нитчатые водоросли из лужи, лежащей среди илистых лагунных наносов, заросших *Atropis phryganodes*, 28 VI.
№ 9. Луг на дне оврага, заросший *Dupontia Fischeri*, залитый стоячей водой, 4 VII.

[1] За исключением *Bacillariophyta* и *Pyrrophyta*, изучение которых не входило в нашу задачу.

№ 10. Заболачивающаяся лужа-озерко, выжимки из мхов, 9 VII.
№ 11. Нитчатые водоросли на камнях в быстринке речки, 12 VII.
№ 12. Усыхающая лужа на приморской отмели, 14 VII.
№ 13. Моховое ключевое болото, 19 VII.
№ 14. Мокрая моховая полярная пустыня, черный накипной налет, 25 VII.
№ 15. Горная полигональная пустыня, 10 VIII.
№ 16. Предгорное гипновое болото, 10 VIII.

II. ПРОБЫ ВОДОРОСЛЕЙ, СОБРАННЫЕ Е. С. КОРОТКЕВИЧЕМ НА о. КОТЕЛЬНОМ В 1947 г.

№ 1. Западное побережье острова, лужа на морском берегу, 30 VI.
№ 2. Западное побережье острова, пленки водорослей из усыхающей лужи на илистом берегу лагуны, 12 VII.
№ 3. Центральная часть острова, вода из долинного озерка (старица), 16 VII.
№ 4. Центральная часть острова, вода из трещинного водоема полигонального болота на надпойменной террасе, 19 VII.
№ 5. Центральная часть острова, вода из большого озера на надпойменной террасе, 19 VII.
№ 6. Восточная часть острова, яма в русле ручейка, 23 VII.
№ 7. Восточная часть острова, надпойменная терраса, 24 VII.
№ 8. Восточная часть острова, озерко в долине реки, 25 VII.
№ 9. Восточная часть острова, маленькая речка, 26 VII.
№ 10. Центральная часть острова, озерко на «озерном плато», 26 VII.
№ 11. Центральная часть острова, красный снег из снежника, лежащего на склоне гор, 1 VIII.
№ 12. Центральная часть острова, вода из озерка близ реки, 1 VIII.
№ 13. Центральная часть острова, озерко на тундровой поверхности, 1 VIII.
№ 14. Центральная часть острова, озерко в пойме реки, 2 VIII.
№ 15. Центральная часть острова, озерко на надпойменной террасе, 2 VIII.
№ 16. Центральная часть острова, термокарстовое озерко в тундре, 2 VIII.
№ 17. Центральная часть острова, озерко на горе в верховьях реки, 3 VIII.
№ 18. Центральная часть острова, небольшая речка, 3 VIII.
№ 19. Центральная часть острова, верховья небольшой речки, 4 VIII.
№ 20. Западное побережье острова, предгорное гипновое болото, 10 VIII.
№ 21. Западное побережье острова, илистая лужа на берегу моря, 12 VIII.
№ 22. Западное побережье острова, ручеек, текущий по заливаемой морем илистой прибрежной поверхности, 12 VIII.
№ 23. Западное побережье острова, ручеек у берега моря, 12 VIII.
№ 24. Западное побережье острова, ручеек у берега моря, 12 VIII.
№ 25. Западное побережье острова, илистая лужа на берегу моря, 12 VIII.
№ 26. Западное побережье острова, такая же лужа, 12 VIII.
№ 27. Западное побережье острова, ручеек у берега моря, 12 VIII.
№ 28. Западное побережье острова, термокарстовое озерко, 14 VIII.
№ 29. Западное побережье острова, то же озерко, 14 VIII.
№ 30. Западное побережье острова, термокарстовое озерко, 14 VIII.
№ 31. Западное побережье острова, то же озерко, 14 VIII.

№ 32. Западное побережье острова, обрастания на камнях в ручье, 18 VIII.
№ 33. Центральная часть острова, небольшая река, 18 VIII.
№ 34. Северо-восточное побережье острова, болотное озерко на надпойменной террасе, 20 VIII.
№ 35. Центральная часть острова, озерко на известняковом плато, 21 VIII.
№ 36. Западное побережье острова, маленькая речка, 29 VIII.
№ 37. Южное побережье острова, зеленый налет на дне речки, 29 VIII.
№ 38. Южная часть острова, термокарстовое озерко, 29 VIII.
№ 39. Южная часть острова, ручеек, 29 VIII.
№ 40. Южная часть острова, другое термокарстовое озерко, 30 VIII.
№ 41. Западное побережье острова, мокрая лощина на склоне холма, 5 IX.

СИСТЕМАТИЧЕСКИЙ СПИСОК ВОДОРОСЛЕЙ

Тип *CYANOPHYTA*

Класс **CHROOCOCCEAE**

Порядок **Chroococcales**

1. **Synechococcus aeruginosus** Näg. (табл, I, *1*).

Клетки одиночные, эллипсоидно-цилиндрические, ярко сине-зеленого цвета, 26—28.8 μ длины и 14—15.6 μ ширины. Типичен. Встречено всего 2 экземпляра.

II. № 3 (rrr).

2. **Merismopedia glauca** (Ehrenb.) Näg.

Клетки шаровидные до слегка эллипсоидных, светлой сине-зеленой окраски, 3.6—4.2 μ в поперечнике. Число их в колониях варьировало от 4 до 32.

I. №№ 8 (+), 9 (r); II. № 2 (r).

3. **Merismopedia punctata** Meyen.

Клетки шаровидные, очень бледно окрашенные, 2.4—3 μ в диаметре. Число их в колониях варьировало от 32 до 64.

II. №№ 21 (+), 23 (r), 35 (r).

4. **Microcystis Grevillei** (Hass.) Elenk.

Клетки шаровидные, яркой сине-зеленой окраски, 3.6—4.8 μ в диаметре. Колонии шаровидные или чаще неправильных очертаний, обычно 60—130 μ в поперечнике.

I. № 9 (+).

5. **Microcystis pulverea** (Wood) Forti emend. Elenk.

Клетки шаровидные, 2.4—3 μ в диаметре. Колонии тоже более или менее шаровидные, 70—90 μ в поперечнике.

II. № 31 (r).

6. **Microcystis pulverea** (Wood) Forti f. **conferta** (W. et G. West) Elenk.

Клетки шаровидные, очень мелкие, 1.8 μ в диаметре. Колонии обычно широко эллипсоидные, 56—72 μ в поперечнике.

II. № 28 (rr).

7. **Gloeocapsa minuta** (Kütz.) Hollerb. (табл. I, *2*).

Клетки более или менее шаровидные или чаще полушаровидные, без оболочки 4.8—6 μ, вместе с оболочкой 7.2—8.4—(9.6) μ в попереч-

нике. Число их в колониях варьировало от 2 до 4, реже наблюдались восьмиклеточные колонии.

I. № 9 (r); II. № 3 (rr).

8. **Gloeocapsa turgida** (Kütz.) Hollerb. (табл. I, *3*).

Клетки без оболочки 24—28.8 μ, вместе с оболочкой 30.8—36 μ в поперечнике. Оболочки бесцветные, до слегка желтоватых. Число клеток в колониях варьировало от 2 до 4.

I. №№ 8 (r), 14 (rr); II. №№ 2 (rr), 3 (rr), 26(r), 30 (rrr), 31 (rr), 35 (rr).

9. **Eucapsis alpina** Clem. et Shantz. (табл. I, *4*).

Клетки 4.8—5.4 μ в диаметре колонии обычно состоят из 64 клеток. Характеризуется немного меньшими, чем у него обычно наблюдается, клетками.

I. № 9 (rrr).

10. **Gomphosphaeria lacustris** Chodat (табл. I, *5*).

Клетки обратнояйцевидные, 3—4 μ длины и 2—2.4 μ ширины, рыхло лежащие на периферии колоний. Колонии более или менее шаровидные или широко эллипсоидные, 24 50 μ в поперечнике.

I. № 4 (rr); II. № 21 (r).

11. **Gomphosphaeria lacustris** Chodat f. **compacta** (Lemm.) Elenk. (табл. I, *6*).

Клетки такие же, как и у типа, или иногда более вытянутые, чем у него, 3—4.8 μ длины и 1.8—2.4 μ ширины, тесно лежащие на периферии колоний. Колонии почти шаровидные, но чаще эллипсоидные, до 75 μ в поперечнике.

I. №№ 4 (+), 7 (r), 8 (+); II. №№ 4 (+), 21 (+), 23(c), 24 (r), 25 (∞), 26 (∞), 31 (r), 39 (r).

Класс **HORMODONEAE**

Порядок **Nostocales**

Подпорядок **Symmetreae**

12. **Sphaeronostoc coeruleum** (Lyngb.) Elenk.

Трихомы 4.8—6 μ ширины, тесно переплетающиеся. Влагалища незаметные. Гетероцисты почти шаровидные, 7.2—8.4—(9.6) μ в диаметре. Колонии шаровидные, иногда эллипсоидные, 4—6 мм, реже до 1 см в поперечнике, темно-сине-зеленые с коричневатым оттенком или почти бурые.

I. № 15 (c); II. №№ 21 (c), 23 (c).

13. **Sphaeronostoc Kihlmani** (Lemm.) Elenk.

Трихомы 4—5.4 μ ширины, с обильными газовыми вакуолями. Влагалища незаметные. Гетероцисты шаровидные, 6—7.2 μ в диаметре. Колонии микроскопически мелкие, 150—300 μ в поперечнике.

I. № 10 (rr); II. № 31 (r).

14. **Sphaeronostoc Zetterstedtii** (Aresh.) Elenk.

Трихомы 3.6—4.8 μ ширины, радиально расположенные. Влагалища желтые, хорошо заметные на периферии колоний. Гетероцисты шаровидные, около 7 μ в диаметре. Колония почти шаровидная, мелко бугорчатая, 1.6 см в поперечнике, оливково-бурой окраски. Типичен. Встречена только 1 колония.

II. № 4 (rrr).

15. **Sphaeronostoc** sp.

Ширина трихомов 3.6 μ, диаметр колоний 100—124 μ.

I. № 2 (rr).

16. **Stratonostoc commune** (Vauch.) Elenk. f. **ulvaceum** Elenk.

Трихомы 4—4.8 μ ширины. Влагалища желтые до коричнево-желтых, хорошо заметные на периферии колоний. Слоевища кожистые, тонкие, блестящие, умеренно складчатые и нередко продырявленные, 2.5—6—(10) см длины и 1.5—4.5—(6) см ширины, темнооливковые, бурые до черновато-бурых.

Характеризовался несколько меньшими размерами колоний, чем это обычно свойственно данной форме.

I. № 1 (c); II. №№ 3 (r), 9 (r), 10 (rr), 20 (c), 29 (c), 41 (r).

17. **Anabaena Sedovii** Kossinsk. (табл. I, *7*).

Трихомы одиночные, очень ломкие, 3.6 μ ширины. Клетки коротко боченкообразные, иногда почти квадратные с закругленными углами, редко почти шаровидные. Гетероцисты шаровидные, 3.6 μ, реже 4.2 μ в диаметре. Споры 9.6—10.8 μ длины и 4.8 μ ширины, располагаются рядом с гетероцистами или чаще удалены от них.

II. № 31 (rr).

18. **Scytonema crustaceum** Ag.

Нити 24—26.4 μ ширины. Ветвление двойное или одиночное, довольно обильное. Влагалища желто-коричневой окраски, с косо расходящимися слоями. Трихомы посредине нити 6—7 μ ширины, на концах около 8.5 μ ширины. Гетероцисты шаровидные, 7—7.5 μ в диаметре.

I. № 14 (r).

19. **Scytonema crustaceum** Ag. f. **incrustans** (Kütz.) Kossinsk.

Размеры такие же, как и у типа. Ветвление обильное, петлевидное.

I. № 14 (rr).

20. **Scytonema mirabile** (Dillw.) Born.

Нити (10.8)—12—21.2—(24) μ ширины и до 1 мм длины. Ветвление двойное или одиночное. Влагалища от светложелтой до темнокоричневой окраски, с косо расходящимися слоями. Трихомы посредине нити 3.6—6 μ ширины, на концах 7.2—8.5 μ ширины. Гетероцисты квадратные или слегка удлиненные, такой же ширины, как и прилежащие к ним вегетативные клетки.

Характеризовалась большей амплитудой колебания ширины нитей, чем это обычно свойственно данному виду (у *Scytonema mirabile* ширина нитей варьирует от 12 до 21 μ).

II. № 3 (r).

Подпорядок **Asymmetreae**

21. **Calothrix gypsophila** (Kütz.) Thur. emend. V. Poljansk.

Нити 12—13.2 μ ширины и до 1 мм длины. Ветвление обильное. Влагалища отчетливо слоистые, желто-коричневой окраски. Трихомы у основания 6—6.6 μ ширины, обычно заканчивающиеся длинным волоском. Клетки почти квадратные или удлиненные, реже длина их немного короче ширины. Гетероцисты одиночные, полушаровидные, почти шаровидные или несколько удлиненные.

II. № 3 (r).

Порядок **Oscillatoriales**

22. **Oscillatoria simplicissima** Gom. (табл. I, *8*).

Трихомы 8.4—9.6 μ ширины, у поперечных перегородок не перешнурованные. Клетки короткие, 2.4—3.6 μ длины, без грануляций у поперечных перегородок. Конечная клетка полушаровидная.

II. №№ 3 (с), 12 (r), 35 (+).

23. **Oscillatoria splendida** Grev.

Трихомы 2.4 μ ширины, у поперечных перегородок не перешнурованные. Клетки удлиненные, 3.6—7 μ длины, обычно с 1 крупной гранулой на каждом своем конце (у поперечной перегородки). Конечная клетка длинная, заканчивающаяся почти шаровидной головкой.

I. № 9 (+).

24. **Oscillatoria tenuis** Ag. (табл. I, *9*).

Трихомы 6—(7.2) μ, у поперечных перегородок слегка перешнурованные. Клетки короткие, 2.4—3.6 μ длины, с грануляциями у поперечных перегородок. Конечная клетка полушаровидная.

II. № 12 (+).

25. **Phormidium favosum** (Bory) Gom.

Трихомы 4.8—6 μ ширины, у поперечных перегородок не перешнурованные, обычно с расплывающимися, но иногда с заметными влагалищами. Клетки 2.4—3.6 μ длины, с грануляциями у поперечных перегородок. Конечная клетка головчатая, с притупленно конусовидной калиптрой.

II. № 2 (ccc).

Тип *CHRYSOPHYTA*

Класс **CHRYSOMONADINEAE**

Подкласс CHRYSOMONADEAE

Порядок **Isochrysidales**

26. **Synura uvella** Ehrenb.

Клетки эллипсоидные, 9.6—10.2 μ длины и 6—6.6 μ ширины. Щетинки ясно заметные. Отличается от описания Пашера (Pascher u. Lemmermann, 1913, стр. 49, фиг. 78, a, c, d) значительно меньшими размерами клеток.

I. № 7 (rr).

Тип *XANTHOPHYTA* (*HETEROCONTAE*)

Класс **HETEROCOCCINEAE**

Порядок **Heterococcales**

27. **Ophiocytium cochleare** A. Braun (табл. I, *10*).

Клетки изогнутые, иногда спиралевидно закрученные, 72—160 μ длины и 6.6—7.2—(7.8) μ ширины. Длина конечного отростка 10.2—12—(15.6) μ. Верхний конец клеток закругленный, но у одного из образцов имел головчатую форму, причем ширина его достигала 8.4 μ.

II. № 12 (r).

Класс **HETEROTRICHINEAE**

Порядок **Heterotrichales**

28. **Tribonema bombycinum** Derbès et Solier f. **minor** Wille.

Нити 6—7.2 μ ширины, у поперечных перегородок слегка перешнурованные. Клетки 14.4—36 μ длины, почти цилиндрические или нередко

несколько вздутые посредине, длина их превышала ширину в (2)—3—6—(7) раз.

I. № 4 (∞).

Тип *EUGLENOPHYTA*

Подтип *EUGLENINAE*

Класс **EUGLENINEAE**

Порядок **Euglenales**

29. **Trachelomonas hispida** (Perty) Stein (табл. I, *11*).

Домики широко эллипсоидные, обычно с хорошо заметным кольцевидным утолщением, темнобурые, покрытые мелкими шипиками, 28.6—30 μ длины и 21—22.4 μ ширины.

I. № 7 (r).

30. **Trachelomonas hispida** (Perty) Stein var. **punctata** Lemmerm. (табл. I, *12*).

Домики коричневато-желтой окраски, нежно и густо пунктированные, 30.8 μ длины и 24—25.2 μ ширины.

I. № 10 (rr); II. №№ 5 (r), 13 (rrr), 31 (rr).

31. **Trachelomonas oblonga** Lemmerm.

Домики эллипсоидные, гладкие, коричнево-желтые, 14.4—16.8 μ длины и 10.8—12 μ ширины.

II. № 12 (rrr).

32. **Trachelomonas volvocina** Ehrenb. (табл. I, *13*).

Домики шаровидные, с кольцевидным утолщением, гладкие, желтой или желто-коричневой окраски, 14.4—19.2 μ в диаметре.

I. № 10 (+); II. №№ 4 (r), 13 (rr), 16 (r), 31 (r), 33 (r).

33. **Euglena** sp.

Клетки цилиндрически-веретеновидные, на нижнем конце заканчиваются заостренным бесцветным отростком. Длина их без отростка 86.6—90 μ, ширина 13.2—13.8 μ, длина отростка 12 μ. Строение хроматофоров и длину жгутов ввиду фиксированности материала выяснить не удалось.

II. № 12 (rr).

Тип *CHLOROPHYTA*

Подтип *CHLOROPHYCEAE*

Класс **VOLVOCINEAE**

Подкласс EUVOLVOCINEAE

Порядок **Chlamydomonadales**

34. **Chlamydomonas** sp.?

Диаметр шаровидных клеток (7.2)—9.6—14.4 μ. Массовые скопления в красном снеге.

II. № 11 (∞).

Порядок **Volvocales**

35. **Gonium pectorale** Müller.

Колонии 16-клеточные, 48—60 μ в поперечнике. Клетки 8.4—13.2 μ длины и 7.2—9.6 μ ширины.

I. № 10 (+); II. №№ 16 (rr), 31 (r).

36. **Pandorina morum** (Müller) Bory.

Колонии почти шаровидные или широко эллипсоидные, 36—72—(96) μ в поперечнике. Клетки 9.6—16.8—(19.2) μ ширины.

I. №№ 7 (+), 10 (+); II. №№ 17 (r), 28 (+), 31 (r), 40 (r).

37. **Eudorina elegans** Ehrenb. (табл. I, *14*).

Колонии 72—120 μ в поперечнике. Клетки широко эллипсоидные, 18—22 μ длины и 14.4—18 μ ширины, по 32, иногда по 16 в колонии.

I. № 10 (+).

Класс **CHLOROCOCCINEAE (PROTOCOCCINEAE)**

Порядок **Chlorococcales (Protococcales)**

Подпорядок **Zoosporinae**

38. **Pediastrum Boryanum** (Turp.) Menegh. var. **brevicorne** Al. Braun f. **glabra** Brunn.

Ценобии большей частью 32-клеточные. Ширина краевых клеток 15.6—16.8—(18) μ. Длина клеточных отростков 3—3.6 μ. Оболочка совершенно гладкая.

II. № 5 (r).

39. **Pediastrum Boryanum** (Turp.) Menegh. var. **longicorne** Reinsch. f. **granulata** Brunn. (табл. II, *1*).

Ценобии 32—64-клеточные. Ширина краевых клеток 12—19.2 μ. Длина конечных отростков 14.4—18—(19.2) μ. Оболочка гранулированная.

II. № 5 (r).

40. **Pediastrum Braunii** Wartm. (incl. *Pediastrum tricornutum* Borge) (табл. II, *2*).

Ценобии 4-клеточные, посредине продырявленные. Ширина клеток 14.4—16.8 μ, длина конечных отростков около 3 μ. Оболочка гладкая.

II. № 18 (+).

41. **Pediastrum muticum** Kütz. var. **longicorne** Racib.

Ценобии 32—64-клеточные. Ширина краевых клеток достигала 36 μ и обычно превышала их длину. Длина клеточных отростков достигала 21 μ, и они имели притупленную форму. Оболочка была гладкая или иногда очень нежно гранулированная.

II. № 31 (r).

Подпорядок **Autosporinae**

42. **Oocystis elliptica** W. West (табл. II, *3*).

Клетки удлиненно-эллипсоидные, с широко закругленными не утолщающимися концами, 22.8—24.6 μ длины и 10.8—11.4 μ ширины, обычно по 8 в колонии.

II. № 13 (r).

43. **Oocystis Gigas** Archer.

Клетки широко эллипсоидные, с широко закругленными, не утолщающимися концами, 40.8—43.2—(46) μ длины и 32—40—(42) μ ширины, по 2—4 в колонии.

II. № 13 (rrr), 28 (rr).

44. **Oocystis Gigas** Archer f. **minor** W. West.

Клетки 36—38.4 μ длины и (24)—26—28.8 μ ширины, по 4 в колонии.
II. № 31 (r).

45. **Dictyosphaerium pulchellum** Wood.
Клетки шаровидные, 7.2—9 μ в диаметре. Колонии 58—62.4 μ в поперечнике.
I. № 10 (rr).

46. **Coelastrum microporum** Näg. (табл. II, *4*).
Клетки почти шаровидные, 9.6—12 μ в диаметре. Колонии шаровидные, 30.8—42 μ в поперечнике.
II. № 1 (rr).

47. **Botryococcus Braunii** Kütz. (табл. I, *15*).
Клетки 6.6—7.2 μ длины. Колонии 48—144 μ длины и 36—72 μ ширины.
I. № 10 (r).

Класс **CENTROPLASTINEAE**

Порядок **Prasiolales**

48. **Prasiola crispa** (Lightf.) Menegh.
Ширина клеток в однорядных нитях 7.2—12 μ, ширина клеток в многорядных участках нитей 3.6—6—(7.2) μ.
I. № 7 (r).

Класс **ULOTHRICHINEAE**

Подкласс ULOTHRICHINAE

Порядок **Ulothrichales**

49. **Enteromorpha micrococca** Kütz.[1]
I. № 8 (∞); II. №№ 22 (∞), 27 (∞).

50. **Ulothrix zonata** Kütz.
Нити (12)—24—30 μ ширины. Клетки (7.2)—15.6 —24 μ длины, несколько вздутые или реже почти цилиндрические, с толстыми, нередко слоистыми оболочками.
I. № 11 (∞); II. № 38 (∞)? (материал плохой сохранности).

Подкласс OEDOGONIINAE

Порядок **Oedogoniales**

51. **Oedogonium** sp. st. div.
Стерильные образцы различных видов *Oedogonium* были обнаружены в следующих пробах:
I. №№ 4 (+), 9 (c); II. №№ 1 (r), 31 (+), 41 (+).

Класс **SIPHONOCLADINEAE**

Подкласс CLADOPHORINAE

Порядок **Cladophorales**

52. **Cladophora** sp.
Нити 36—48 μ ширины. Клетки (48)—84—108 μ длины. Оболочка толстая, слоистая.
II. № 9 (r).

[1] Означенный вид был любезно определен мне А. Д. Зиновой.

Класс **SIPHONINEAE**

Подкласс MONOSIPHONAE

Порядок **Vaucheriales**

53. **Vaucheria** sp.
Ширина нитей 60—67.2 μ.
II. № 32 (+).

Подтип *CONJUGATAE*

Порядок **Zygnemales**

54. **Mougeotia** sp. st.
Нити 24—28.6 μ ширины. Клетки 43.2—52 μ длины.
I. № 6 (∞); II. №№ 14 (rr), 35 (c).
55. **Zygnema** sp. st.
Нити 19.2—21 μ ширины, клетки 48—108 μ длины.
II. №№ 3 (∞), 8 (r), 12 (ccc).
56. **Spirogyra** sp. st.
Нити 26.4 μ ширины. Клетки 72—84 μ длины. Хроматофор одиночный.
II. №№ 12 (rrr), 28 (r).

Порядок **Desmidiales**

57. **Penium cylindrus** (Ehrenb.) Bréb. (табл. II, *5*).
Клетки цилиндрические, 32—52 μ длины и 10.8—13.8 μ ширины, к концам почти не суживающиеся. Оболочка яркокоричневая, в более молодых участках клетки заметно светлее окрашенная, покрытая продольными рядами мелких зернышек. Пояски наблюдались постоянно. Типичен.
II. № 12 (r).
58. **Penium margaritaceum** (Ehrenb.) Bréb. (табл. II, *6*).
Клетки почти цилиндрические, 140—155.2 μ длины и 24—30.8 μ ширины, к концам постепенно суживающиеся и имеющие здесь 18—19.2 μ ширины. Оболочка светложелтая, мелкозернистая. Зернышки беспорядочно расположенные. Хроматофоры с 5 видимыми продольными ребрами, наблюдались по 2 в каждой полуклетке.
II. № 31 (rr).
59. **Closterium acerosum** (Schr.) Ehrenb.
Клетки почти прямые, с прямым или слегка вогнутым брюшным краем, 300—388 μ длины и 28.6—38.4 μ ширины. Оболочка гладкая, бесцветная. Число пиреноидов варьировало от 6 до 9.
II. №№ 1 (rrr), 12 (rr), 16 (r), 28 (r).
60. **Closterium acerosum** (Schr.) Ehrenb. f. **minus** (Hantzsch) Kossinsk. (табл. II, *7*).
Клетки 186—286 μ длины и 21—26 μ ширины. Концы около 3.5 μ ширины. Оболочка гладкая, бесцветная или слегка коричневатая. Пиреноиды мелкие, по 8—10 в каждом хроматофоре, хотя обычно у этой формы они развиваются в числе 6—7.
II. №№ 13 (rr), 14 (rr).

61. **Closterium dianae** Ehrenb. var. **arcuatum** (Bréb.) Rabenh. (табл. II, *8*).

Клетки сильно дугообразно согнутые, 156—164 μ длины и 16.8—22 μ ширины. Концы притупленные, с хорошо заметной крупной порой, 6.4 μ ширины. Пиреноиды наблюдались в числе 6—7.

II. № 12 (rr).

62. **Closterium gracile** Bréb.

Клетки прямые, загибающиеся внутрь только у самых концов, 150—180 μ длины и 4.5—5 μ ширины. Концы притупленные, 2.4 μ ширины. Оболочка гладкая, бесцветная или слегка желтоватая. Пиреноиды наблюдались в числе 6—8.

II. № 16 (rr).

63. **Closterium Jenneri** Ralfs.

Клетки сильно согнутые, но почти цилиндрические в средней своей части, 72—76 μ длины и 7.2—8.4 μ ширины. Концы закругленные, 4.2—5.6 μ ширины. Оболочка гладкая, слабо коричневатая. Пиреноиды наблюдались в числе 4—5. Конечные вакуоли были постоянно только с 1 крупным кристалликом гипса.

II. № 39 (r).

64. **Closterium Kützingii** Bréb.

Клетки с одинаково вздутыми спинным и брюшным краями и с очень нежными прозрачными концевыми отростками, 440—530 μ длины и 20—23 μ ширины. Концы около 3 μ ширины. Оболочка бесцветная до светло-желтой, с 14—17 слабо заметными продольными штрихами. Хроматофоры с 2 продольными ребрами и с 6—8 пиреноидами каждый. Типичен.

II. № 16 (r).

65. **Closterium Leiblenii** Kütz.

Клетки с ясным вздутием со стороны брюшного края, 180—196 μ длины и 24.6—26 μ ширины. Пиреноиды наблюдались в числе 4—5. Типичен.

II. № 16 (rr).

66. **Closterium lunula** (Müll.) Nitzsch.

Клетки с почти прямым брюшным и ясно выпуклым спинным краями, 408—460 μ длины и 58.8—62 μ ширины. Концы около 16 μ ширины, слегка отогнутые назад. Пиреноиды очень многочисленные, беспорядочно разбросанные.

Отличается от данных Вестов (West W. a. G., 1904) несколько меньшими размерами клеток, но вполне подходит к нашим данным (1951, стр. 532).

II. №№ 28 (rr), 31 (r).

67. **Closterium moniliferum** (Bory) Ehrenb.

Клетки с ясным вздутием посредине брюшного края, 240—258 μ длины и 38.4—40.8 μ ширины. Концы широкие, притупленно закругленные, 9.6—10.2 μ ширины. Хроматофоры с 2 видимыми продольными ребрами и с 5—6 пиреноидами.

I. № 7 (r); II. № 39 (rrr).

68. **Closterium moniliferum** (Bory) Ehrenb. var. **concavum** Klebs.

Клетки 216—224 μ длины и 38.4—40.2 μ ширины. Брюшной край сильно вогнутый, без вздутия посредине. Пиреноиды наблюдались в числе 5—6.

II. № 1 (rr).

69. **Closterium moniliferum** (Bory) Ehrenb. f. **subrectum** (Grönbl). V. Poljansk.

Клетки почти прямые или слегка согнутые, со вздутым брюшным краем, 252—276 μ длины и 36—38.4 μ ширины. Концы закругленно

притупленные, 9.6 μ ширины. Пиреноиды наблюдались в числе 5, очень редко 6. Число кристалликов гипса в конечных вакуолях варьировало от 6 до 10.

Наши образцы очень подходили к описанию В. Полянского (1950, стр. 142, рис. 6), но характеризовались более широкими концами клеток.

I. № 7 (r); II. №№ 31 (r), 38 (rrr).

70. **Closterium navicula** (Bréb.) Lütkem. (табл. II, *9*).

Клетки прямые, ясно суживающиеся по направлению к концам, 60—62.4 μ длины и 12—15.6 μ ширины. Концы широко закругленные, около 6 μ ширины. Хроматофоры с 2 видимыми продольными ребрами и с 1 крупным центральным пиреноидом. Конечные вакуоли с 1 крупным и 2 мелкими кристалликами гипса, хотя обычно у этого вида наблюдается всего 1 крупный кристаллик.

II. № 16 (r).

71. **Closterium navicula** (Bréb.) Lütkem. var. **crassum** (W. et G. West) Grönbl. (табл. II. *10*).

Клетки более массивные, чем у типа, 36—48 μ длины и 14—16.8 μ ширины. Конечные вакуоли с 1 кристалликом гипса.

II. № 13 (rr).

72. **Closterium parvulum** Näg.

Клетки дугообразно согнутые, с вогнутым, без срединного вздутия, брюшным краем, 98.4—108 μ длины и 11.4—14.4 μ ширины. Концы заостренно закругленные, около 2.5 μ ширины. Хроматофоры с 2 видимыми продольными ребрами и с 3—4 пиреноидами. Конечные вакуоли с 4—6 мелкими кристалликами гипса.

I. № 7 (r); II. № 4 (r).

73. **Closterium parvulum** Näg. var. **angustum** W. et G. West.

Клетки слабее согнутые и более узкие, чем у типа, 102—105.6 μ длины и 7.5—8.2 μ ширины. Концы 2 μ ширины. Хроматофоры с 1 видимым продольным ребром и с 4, реже с 5, пиреноидами.

I. № 7 (rrr), № 10 (rr); II. № 5 (rr).

74. **Closterium pusillum** Hantzsch (табл. II, *11*).

Клетки очень слабо согнутые, с почти прямым брюшным краем, 36—40 μ длины и 6—6.6 μ ширины. Концы широко закругленные, около 3.5 μ ширины. Хроматофоры с 2 видимыми продольными ребрами и с 1 центральным пиреноидом. Конечные вакуоли с 1 крупным кристалликом гипса. Встречено всего 2 экземпляра.

II. № 5 (rrr).

75. **Closterium rostratum** Ehrenb. (табл. II, *12*).

Клетки с сильно вздутым брюшным и со слабо выпуклым спинным краями, 285—384—(432) μ длины и 21.6—27.6 μ ширины. Концы клювообразные, 3.8—4.2 μ ширины. Оболочка желто-коричневая, с 25—28 продольными штрихами. Конечные вакуоли с 8—10 мелкими кристалликами гипса.

У некоторых образцов оболочка была окрашена в желто-коричневый цвет даже на концевых отростках клетки, которые у этого вида, как правило, бывают бесцветными.

II. № 12 (+).

76. **Closterium rostratum** Ehrenb. var. **brevirostratum** W. West (табл. II, *13*).

Клетка имела более короткие и массивные отростки, чем у типа, которые на концах были ясно притуплены. Длина ее была всего 204 μ, ширина 25.2 μ, ширина концов 4.8 μ. В конечных вакуолях насчитывалось 4—5 кристалликов гипса.

Найден только 1 экземпляр.

II. № 13 (rrr).

77. **Closterium subulatum** (Kütz.) Bréb. (табл. II, *14*).

Клетки почти прямые, с несколько вздутым брюшным краем, 172—180 μ длины и 9.6—10.8 μ ширины. Концы вытянуто округленные, около 2.5 μ ширины. Пиреноиды наблюдались в числе 3. Конечные вакуоли с 3 кристалликами гипса.

II. № 13 (r).

78. **Closterium venus** Kütz.

Клетки 60—72 μ длины и 8.4—9.6 μ ширины. Оболочка от бесцветной до слегка коричневатой. Хроматофоры с 2 пиреноидами.

II. № 13 (rr).

79. **Pleurotaenium Ehrenbergii** (Bréb.) De-Bary.

Клетки 350—430 μ длины и 28—31 μ ширины (у основания). Концы 24—28 μ ширины, с 4—5 видимыми конечными гранулами, иногда имеющими заостренную форму. Над базальным вздутием полуклетки наблюдается 1, реже 2, более слабых вздутия, но иногда они отсутствуют вовсе. Оболочка мелко пунктированная, бесцветная.

I. № 10 (r); II. №№ 12 (+), 28 (r), 31 (rr).

80. **Pleurotaenium minutum** (Ralfs) Delp. var. **crassum** (W. West) Krieg.

Клетки 62.4—64.8 μ длины и 12—13.2 μ максимальной ширины. Концы широкие, закругленно притупленные, 10.8—12 μ ширины. Пиреноиды крупные, наблюдались в числе 1—2.

I. № 4 (rr).

81. **Pleurotaenium truncatum** (Bréb.) Näg.

Клетки 302—332 μ длины и 43.2—52.8 μ максимальной ширины. Концы 21.6—24 μ ширины, украшенные мелкими гранулами, видимыми в числе 7—8, которые иногда были едва различимыми. Полуклетки с ясно выраженным базальным вздутием. Оболочка нежно пунктированная.

I. №№ 7 (rr), 10 (r); II. № 16 (r).

82. **Euastrum bidentatum** Näg. (табл. II, *15*).

Клетки 46—50 μ длины и 26—28.6 μ ширины, перешеек 7.2 μ, ширины вершин 19.2—19.8 μ. Число зернышек на центральном вздутии оболочки полуклеток 6.

II. №№ 13 (rrr), 31 (rr).

83. **Euastrum binale** (Turp.) Ehrenb. (табл. II, *16*).

Клетки 18—21.6 μ длины и 12—15.6 μ ширины, перешеек 3.6—4.2 μ. Оболочка гладкая, с совершенно незаметным с лицевой стороны клетки центральным вздутием полуклеток.

II. № 13 (rr).

84. **Euastrum spetzbergense** (Nordst.) W. Krieg. (табл. II, *17*).

Клетка 60 μ длины и 30.8 μ ширины, перешеек 18 μ, ширина вершин 19.2 μ, глубина срединного апикального выреза 7.2 μ. Боковые стороны полуклеток волнистые, число волн варьирует от 7 до 8. Оболочка посредине полуклеток гладкая, по краям украшена 2 рядами хорошо заметных бородавочек.

Найден только 1 экземпляр.

II. № 13 (rrr).

85. **Cosmarium asphaerosporum** Nordst. (табл. III, *1*).

Клетки 13.2—(14.4) μ длины и 13.2 μ ширины. Ширина перешейка 8.4—9.6 μ. Вид клеток сверху ромбовидно-эллипсоидный. Оболочка гладкая, бесцветная. Один пиреноид в полуклетке.

II. №№ 12 (rr), 13 (r).

86. **Cosmarium bioculatum** Bréb

Клетки 20.4—21.6 μ длины и 20.4—21.6 μ ширины, с широко открытым срединным вырезом. Ширина перешейка 6—6.6 μ. Вид клетки сверху вытянуто-эллипсоидный.

I. № 9 (rr).

87. **Cosmarium botrytis** Menegh.

Клетки 72—76 μ длины и 62.4 μ ширины. Ширина перешейка 21.6 μ. Вид клетки сверху эллипсоидный. Оболочка покрыта беспорядочно разбросанными мелкими гранулами, видимое число которых по краю полуклетки варьировало от 32 до 34, что вполне подходит для данного вида.

I. №№ 4 (r), 10 (r); II. №№ 1 (rr), 5 (rr), 12 (r), 23 (rr).

88. **Cosmarium conspersum** Ralfs.

Клетки 96—98.4 μ длины, 72—74.4 μ ширины и 40.8 μ толщины. Ширина перешейка 30.8—32 μ. Вид клеток сверху эллипсоидный. Полуклетки почти прямоугольные, немного более широкие у вершин, чем у основания. Оболочка гранулированная, видимое число гранул по краю полуклетки варьировало от 28 до 30.

I. № 10 (r); II. №№ 5 (rr), 17 (rrr).

89. **Cosmarium conspersum** Ralfs var. **latum** (Bréb.) W. et G. West (табл II, *18*).

Клетки 93.4—96 μ длины и 72—76 μ ширины, перешеек 27.6 μ. Полуклетки с ясно расширяющейся верхней частью и с более выпуклыми, чем у типа, вершинами.

I. № 10 (rr).

90. **Cosmarium costatum** Nordst.

Клетки 43—48 μ длины и 36—38,4 μ ширины, перешеек 15—16.8 μ. Полуклетки слабо суживающиеся к вершинам, с 6, 7 рядами мелких зернышек на оболочке, располагающихся как раз над перешейком. Хроматофоры с 1 центральным пиреноидом.

I. № 4 (r).

91. **Cosmarium curtum** (Bréb.) Ralfs.

Клетки 38.4—42 μ длины и 19.2—20.4 μ ширины, перешеек 16.8—18 μ ширины.

I. № 4 (rr); II. №№. 39 (r), 41 (r).

92. **Cosmarium cyclicum** Lund. var. **arcticum** Nordst. (табл. III, *2*).

Клетки 60—62.4 μ длины и 64.8—69.6 μ ширины, перешеек 21.6—24 μ ширины. Хроматофоры с 2 пиреноидами.

I. №№ 7 (r), 9 (+); II. №№ 31 (r), 39 (r).

93. **Cosmarium Debaryi** Arch. (табл. III, *3*).

Клетки 105.6—108 μ длины и 48—52 μ ширины, перешеек 33.2—34.8 μ ширины. Оболочка мелко пунктированная. Хроматофоры постенные, со слабо различимыми мелкими пиреноидами.

I. № 10 (rr).

94. **Cosmarium formosulum** Hoff.

Клетки 46—48 μ длины и 40.8—43.2 μ ширины, перешеек 10.8—12 μ ширины, вершины 16.8 μ ширины. На оболочке полуклеток 5—7 рядов мелких зернышек. Хроматофоры с 1 пиреноидом.

Отличается от описания Вестов (West W. a. G., 1908, стр. 240) несколько большей шириной клеток.

I. № 4 (r).

95. **Cosmarium globosum** Bulnh. f. **minor** Boldt (табл. III, *4*).

Клетки 16.8—18 μ длины и 12—12.6 μ ширины, перешеек 10.8 μ ширины. Клетки при рассматривании сверху круглые.

I. № 9 (r).

96. **Cosmarium granatum** Bréb. (табл. III, *5*).

Клетки (26.4)—38.4—40.8 μ длины и (19.2)—24—27.6 μ ширины, перешеек 6—8.4 μ ширины. Оболочка мелко и явственно пунктированная.

II. №№ 4 (rrr), 12 (r).

97. **Cosmarium granatum** Bréb. var. **subgranatum** Nordst. (табл. III, *6*).

Клетки 26—28.8 μ длины и 18—19.2 μ ширины, перешеек 6—7.2 μ ширины. Полуклетки с 3 волнами на боковых сторонах и с утолщенной оболочкой на вершине.

I. № 10 (rrr).

98. **Cosmarium Hammeri** Reinsch. var. **homalodermum** (Nordst.) W. et G. West (табл. III, *7*).

Клетки 55.2—56.8 μ длины и 48—50.2 μ ширины, перешеек 16.8 μ ширины, вершины 20—21.6 μ ширины. Оболочка нежно пунктированная.

I. № 4 (rrr).

99. **Cosmarium holmiense** Lund. (табл. III, *8*).

Клетка 54 μ длины и 36 μ ширины, перешеек 18 μ ширины. Вершина с 2 ясно выступающими бугорками посредине. Хроматофор с 1 центральным пиреноидом. Встречен только 1 экземпляр.

I. № 4 (rrr).

100. **Cosmarium holmiense** Lund. var. **integrum** Lund. (табл. III, *9*).,

Клетки 52.4—55.2 μ длины и 30.8 μ ширины, перешеек 14.4—15 μ ширины, вершины 21.6—24 μ ширины.

Отличается от размеров, приводимых Вестами (West W. a. G., 1908, стр. 2), немного меньшей шириной клеточных вершин и перешейков.

I. №№ 4 (r), 7 (rr); II. №№ 35 (rr), 41 (r).

101. **Cosmarium impressulum** Elfv.

Клетки 20.4—24 μ длины и 14.4—19.2 μ ширины, перешеек 6—7.2 μ ширины.

Отличается от размеров, приводимых Вестами (West W. a. G., 1908, стр. 86), немного меньшей величиной клеток.

II. № 33 (rrr).

102. **Cosmarium microsphinctum** Nordst. (табл. III, *10*).

Клетки 44.4—48 μ длины и 33.2—34.4 μ ширины, перешеек 10.8—15.6 μ ширины.

Отличается от размеров, приведенных Вестами (West W. a. G., 1905, стр. 156), более крупной величиной клеток и более узкими их перешейками.

I. № 9 (+); II. № 35 (r).

103. **Cosmarium notabile** Bréb. (табл. III, *11*).

Клетки 32—34.4 μ длины и 24—26.1 μ ширины, перешеек 15.6 μ ширины. Типичен. Встречено только 2 экземпляра.

I. № 7 (rrr); II. № 41 (rrr).

104. **Cosmarium notabile** Bréb. f. **arcticum** Kossinsk. (табл. III, *12*).

Клетки 38.2—40.8 μ длины и 25.2—26.4 μ ширины, перешеек 16,8 μ ширины, вершины 14.4—16.8 μ ширины. Число кренуляций на боковых сторонах полуклеток варьировало от 5 до 6.

I. № 4 (r).

105. **Cosmarium Novae-Semliae** Wille (табл. III, *13*).

Клетки 18 μ длины и 15.6 μ ширины, перешеек 8.4 μ ширины. Встречен только 1 экземпляр.

II. № 39 (rrr).

106. **Cosmarium Novae-Semliae** Wille var. **sibiricum** Boldt (табл. III, *14*).

Клетки 16.8—17.6 μ длины и 15 μ ширины, перешеек 6.6 μ ширины. Отличался от типа более узкими перешейками и меньшим числом гранул на оболочке полуклеток.

II. №№ 16 (rrr), 39 (r).

107. **Cosmarium ochtodes** Nordst.

Клетки 81.6—84 μ длины и 72 μ ширины, перешеек 19.2—21.6 μ ширины, вершины 24—26.4 μ ширины. Боковые стороны полуклеток с 11, 12 ясно выступающими кренуляциями.

I. №№ 4 (+), 7 (+); II. №№ 3 (rr), 9 (rrr), 28 (rrr), 30 (r).

108. **Cosmarium ochtodes** Nordst. var. **amoebum** West.

Клетки 86—90 μ длины и 66—72 μ ширины, перешеек 21.6 μ ширины, вершины 27—28.8 μ ширины. Отличается от типа более широкими вершинами клеток и слабо выступающей волнистостью на боковых сторонах полуклеток. Число боковых волн варьировало от 11 до 13, реже 15.

I. №№ 2 (rrr), 7 (r), 9 (+), 10 (r); II. №№ 5 (r), 13 (r).

109. **Cosmarium protumidum** Nordst.

Клетки 33.2 μ длины и 28.8—30.8 μ ширины, перешеек 18 μ ширины, вершины 21.6 μ ширины.

I. №№ 3 (r), 4 (r).

110. **Cosmarium protumidum** Nordst. var. **evolutum** Nordst.

Клетки 38.4—40 μ длины и 32—33.2 μ ширины, перешеек 16.8 μ ширины, вершины 22.8—24 μ ширины.

I. № 4 (rr).

111. **Cosmarium pseudoholmii** Borge (табл. III, *15*).

Клетки 62.4—64.8 μ длины и 57.6—58.8 μ ширины, перешеек сильно вытянутый, 21.6—24 μ ширины. Хроматофоры с 2 пиреноидами.

II. № 31 (rr).

112. **Cosmarium pseudoprotuberans** Kirchn.

Клетки 36—42 μ длины и 33.4—40 μ ширины, перешеек 8.4—10.2 μ ширины.

I. № 4 (rr).

113. **Cosmarium pseudoprotuberans** Kirchn. f. **minus** Kossinsk.

Клетки 18—19.2 μ длины и 16.8—18 μ ширины, перешеек 8.4 μ ширины.

I. № 10 (rr).

114. **Cosmarium pycnochondrum** Nordst. (табл. III, *16*).

Клетки 58—60 μ длины и 48—54 μ ширины, перешеек 16.8—18 μ ширины. Боковые стороны полуклеток с 5, 6 кренуляциями, вершины их с 4 кренуляциями. На оболочке полуклеток над перешейком наблюдалось 9—13 рядов мелких зернышек.

Наши образцы характеризовались более узкими перешейками, чем это обычно свойственно данному виду.

I. №№ 4 (r), 9 (+).

115. **Cosmarium quadratum** Ralfs (табл. III, *17*).

Клетки 66—69 μ длины и 36—38.4 ширины, перешеек 21.6—24 μ ширины. Хроматофоры с 2 пиреноидами.

Немного бóльших размеров, чем это указано у Вестов (1908, стр. 58).

II. № 12 (r).

116. **Cosmarium quadratum** Ralfs f. **Willei** W. et G. West (табл. III, *18*).

Клетки 61.2—64.8 μ длины и 40.8 μ ширины, перешеек 21,6—22.8 μ ширины. Боковые стороны полуклеток прямые или чаще слегка выпуклые.

II. № 33 (r).

117. **Cosmarium reniforme** (Ralfs) Arch.

Клетки 52.4 μ длины и 45.6—46.8 μ ширины, перешеек 16.8—18 μ ширины. Полуклетки почковидной формы, число мелких гранул, располагающихся по их наружному краю, 30—32, что вполне соответствует описанию Вестов (1908, стр. 157).

II. № 33 (r).

118. **Cosmarium scoticum** W. et G. West.

Клетки (91.2)—98.2—104.2 μ длины и (68)—72—84 μ ширины, перешеек (21.6)—24—28.8 μ ширины.

Отличается от описания Вестов (1908, стр. 269) меньшими размерами клеток, хотя в остальных признаках очень типичен.

Быть может, представляет собой особую форму этого вида, но ввиду скудности имеющегося в нашем распоряжении материала мы не решаемся описать его как новую форму.

II. № 39 (rr).

119. **Cosmarium speciosum** Lund. (табл. III, *19*).

Клетки 58.8—64 μ длины и 38.4—40.8 μ ширины, перешеек 19.2 μ ширины. Число кренуляций на боковых сторонах полуклеток (5)—6—7, вершины усеченные, с 4 кренуляциями. Число вертикальных рядов гранул на оболочке полуклеток 7—9.

I. №№ 4 (rr), 9 (+); II. № 41 (rr).

120. **Cosmarium speciosum** Lund. var. **biforme** Nordst. (табл. III, *20*).

Клетки 62.4—70.4 μ длины и 40.8—43.2 μ ширины, перешеек 21.6—24 μ ширины. Число вертикальных рядов гранул на оболочке полуклеток 10—12.

I. № 9 (rr).

121. **Cosmarium speciosum** Lund. var. **simplex** Nordst. (табл. III, *21*).

Клетки 55.2—56.4 μ длины и 36—38.4 μ ширины, перешеек 19.8—21.6 μ. Оболочка посредине полуклеток совершенно гладкая.

I. № 7 (r); II. №№ 35 (r), 41 (r).

122. **Cosmarium subarctoum** (Lagerh.) Racib. (табл. III, *22*).

Клетки 19.8—21.6 μ длины и 15.6—16.8 μ ширины, перешеек 8.4—9.6 μ. Оболочка бесцветная или иногда желтоватая.

I. № 9 (rr).

123. **Cosmarium subcrenatum** Hantzsch.

Клетки 28.8—36 μ длины и 21.6—30.8 μ ширины, перешеек 9.6—10.8 μ ширины. Боковые стороны полуклеток с 5 кренуляциями, вершины с 4. Хроматофор с 1 центральным пиреноидом.

I. № 4 (r).

124. **Cosmarium subexcavatum** W. et. G. West (табл. III, *23*).

Клетки 28.8—30 μ длины и 19.2 μ ширины, перешеек 12 μ ширины. Клетки при рассматривании сверху круглые.

II. № 35 (rr).

125. **Cosmarium subquasillus** Boldt (табл. III, *24*).

Клетки 69.6—72 μ длины и 62.4—64.8 μ ширины, перешеек 16.8—19.2 μ ширины. Число кренуляций на боковых сторонах полуклетки 5, на вершинах 4. Число гранул на центральном вздутии оболочки полуклеток варьировало от 23 до 27.

I. № 4 (r); II. № 28 (rr).

126. **Cosmarium subreniforme** Nordst.

Клетка 38.4 μ длины и 33.2 μ ширины, перешеек 12 μ ширины. Типичен. Встречена только 1 пустая клетка.

II. №№ 16 (rr), 17 (rr).

127. **Cosmarium tetraophthalmum** Bréb.

Клетки 96—108 μ длины и 68—72 μ ширины, перешеек 18—21.6 μ.

II. №№ 1 (r), 12 (+), 28 (+), 31 (r).

128. **Cosmarium Turpinii** Bréb.

Клетки 84—86.4 μ длины и 70—72 μ ширины, перешеек 16.8 μ ширины, ширина вершины 25.2—26.4 μ. Клетки при рассматривании сверху с 2 выступающими буграми по середине каждой боковой стороны.

II. № 12 (rrr).

129. **Cosmarium Turpinii** Bréb. var. **eximium** W. et G. West.

Клетки 57—62 μ длины и 48—54 μ ширины, перешеек 12—16.8 μ ширины, вершины 21.6—24 μ ширины. Клетки при рассматривании сверху с 1 выступающим бугром с каждой боковой стороны.

II. №№ 5 (+), 12 (r), 28 (+), 31 (r).

130. **Staurastrum acarides** Nordst. (табл. IV, *1*).

Клетки более или менее эллипсоидные, посредине глубоко сжатые, 40.8—42 μ длины и 30.6—31.8 μ ширины, перешеек 18 μ ширины. Срединный вырез открытый, конусовидно суживающийся ковнутри.

I. № 9 (rr).

131. **Staurastrum alternans** Bréb. (табл. IV, *2*).

Клетки мелкие, 24—28.8 μ длины и 22.8—28.8 μ ширины, перешеек 7.2—9.6 μ ширины. Оболочка мелко гранулированная, гранулы располагаются в виде концентрических рядов. Клетки при рассматривании сверху треугольные, с вогнутыми боковыми сторонами; углы одной полуклетки приходятся как раз против углов другой. Типичен.

I. № 9 (r).

132. **Staurastrum Bieneanum** Rabenh. var. **ellipticum** Wille (табл. IV, *3*).

Клетки 44.4—45.6 μ длины и 44.4—45.6—(46.8) μ ширины, перешеек 12—18 μ ширины. Оболочка грубо пунктированная, пунктированность располагается в виде концентрических рядов.

Характеризуется более широкими перешейками, чем это обычно свойственно данной разновидности.

I. № 4 (rr).

133. **Staurastrum brevispinum** Bréb. (табл. IV, *4*).

Клетки 32—42 μ длины и 30.8—42 μ ширины, перешеек 8.4—10.8 μ ширины, шипы очень короткие, 2.4—3 μ длины. Оболочка гладкая. Клетки при рассматривании сверху треугольные, с вогнутыми боковыми сторонами и с закругленными углами. Типичен.

II. № 13 (r).

134. **Staurastrum furcigerum** Bréb. (табл. IV, *5*).

Клетки без отростков 48—50.4 μ (вместе с отростками 67.2—68.4 μ) длины и 44—45.6 μ (вместе с отростками 62—64.8 μ) ширины, перешеек 18 μ ширины.

II. № 13 (rrr).

135. **Staurastrum muticum** Bréb. (табл. IV, *6*).

Клетки 36—37.2 μ длины и 32—36 μ ширины, перешеек 8.4 μ ширины. Оболочка гладкая. Клетки при рассматривании сверху треугольные, с вогнутыми боковыми сторонами и с широко закругленными углами.

II. №№ 4 (rr), 39 (rr).

136. **Staurastrum oxycanthum** Arch. var. **polycanthum** Nordst. (табл. IV, *7*).

Клетки 38.4—40.8 μ длины и 48—50.4 μ ширины (вместе с отростками), перешеек 13.2 μ ширины. Характеризуется немного меньшими размерами

клеток, чем это указано в сводке Вестов (West W. a. G. a. Carter, 1923, стр. 170).

II. № 39 (r).

137. **Staurastrum pachyrhynchum** Nordst. (табл. IV, *8*).

Клетки 37.2—40.8 μ длины и 36—38.4 μ ширины, перешеек 8.4—9.6 μ ширины. Клетки с поверхности 3—5-угольные.

II. №№ 16 (r), 28 (r), 31 (rr), 39 (r).

138. **Staurastrum pilosum** (Näg.) Arch. (табл. IV, *9*).

Клетки 43.2—(45.6)—48 μ длины и 41—45.6—(48) μ ширины, перешеек 16.8—19.2 μ ширины, шипы 1.8—2.4 μ длины.

I. № 4 (rrr).

139. **Staurastrum punctulatum** Bréb. (табл. IV, *10*).

Клетки 36—40.8 μ длины и 33.6—39.6 μ ширины, перешеек 15.6—16.8 μ ширины.

II. №№ 13 (r), 35 (r), 39 (r).

140. **Staurastrum sibiricum** Borge (табл. IV, *11*).

Клетки 24 μ длины и 23.6—24 μ ширины, перешеек 12 μ ширины.

II. № 39 (rrr).

141. **Staurastrum turgescens** De-Not. (табл. IV, *12*).

Клетки 34.4—36 μ длины и 29.8—30.4 μ, перешеек 8.4 μ ширины.

II. № 13 (rrr).

ЛИТЕРАТУРА

Косинская Е. К. Десмидиевые водоросли (Desmidiales) Европейского севера СССР, роды Penium, Closterium, Docidium, Pleurotaenium, Triploceras, Tetmemorus. Тр. Бот. инст. им. В. Л. Комарова АН СССР, сер. II, вып. 7, М.—Л., 1951, стр. 481—712, с 30 табл. рис.

Полянский В. И. Материалы к флоре водорослей г. Куйбышева областного. Тр. Бот. инст. им. В. Л. Комарова АН СССР, сер. II, вып. 6, М.—Л., 1950, стр. 126—155, с 9 рис. в тексте.

Pascher A. u. E. Lemmermann in Pascher's «Die Süsswasserflora Deutschlands, Österreichs und der Schweiz». H. 2, Flagellatae 2, Jena, 1913, pp. 1—192, mit398 fig.

West W. a. G. S. A monograph of the British Desmidiaceae. Ray Soc., I, London, 1904, pp. 1—224+32 tab.; II, 1905, pp. 1—204+32 tab.; III, 1908, pp. 1—273+31 tab.

West W. a. G. S. a. N. Carter. A monograph of British Desmidiaceae Ray Soc., V., 1923, London, pp. 1—300+39 tab.

Таблица I

1 — *Synechococcus aeruginosus* Näg.; *2* — *Gloeocapsa minuta* (Kütz.) Hollerb.; *3* — *Gl. turgida* (Kütz.) Hollerb.; *4* — *Eucapsis alpina* Clem. et Stantz.; *5* — *Gomphosphaeria lacustris* Chodat; *6* — *G. lacustris* Chodat f. *compacta* (Lemm.) Elenk.; *7* — *Anabaena Sedovii* Kossinsk.; *8* — *Oscillatoria simplicissima* Gom.; *9* — *Osc. tenuis* Ag.; *10* — *Ophiocytium cochleare* A. Braun; *11* — *Trachelomonas hispida* (Perty) Stein; *12* — *Tr. hispida* (Perty) Stein var. *punctata* Lemmerm.; *13* — *Tr. volvocina* Ehrenb.; *14* — *Eudorina elegans* Ehrenb.; *15* — *Botryococcus Braunii* Kütz.

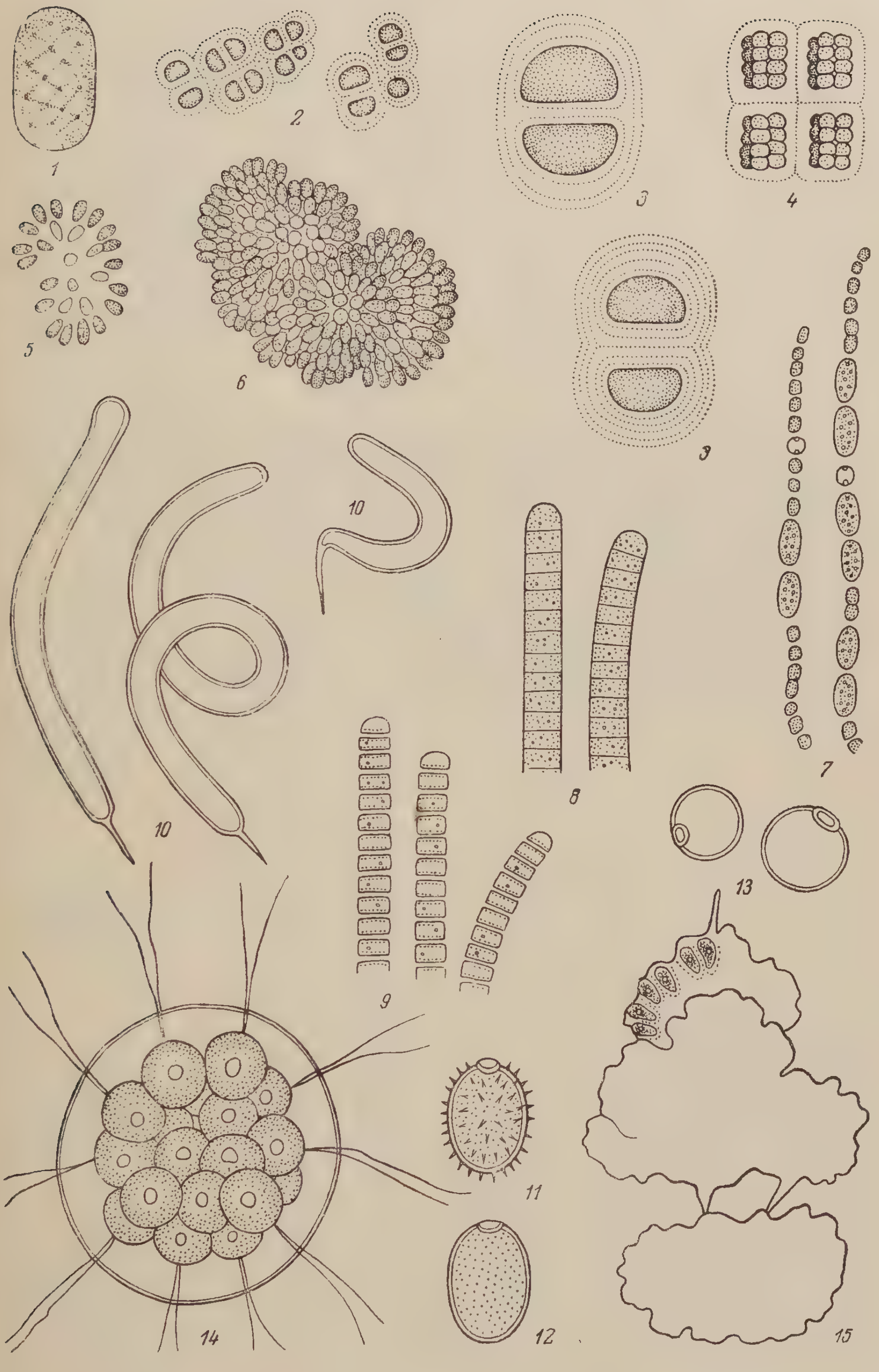
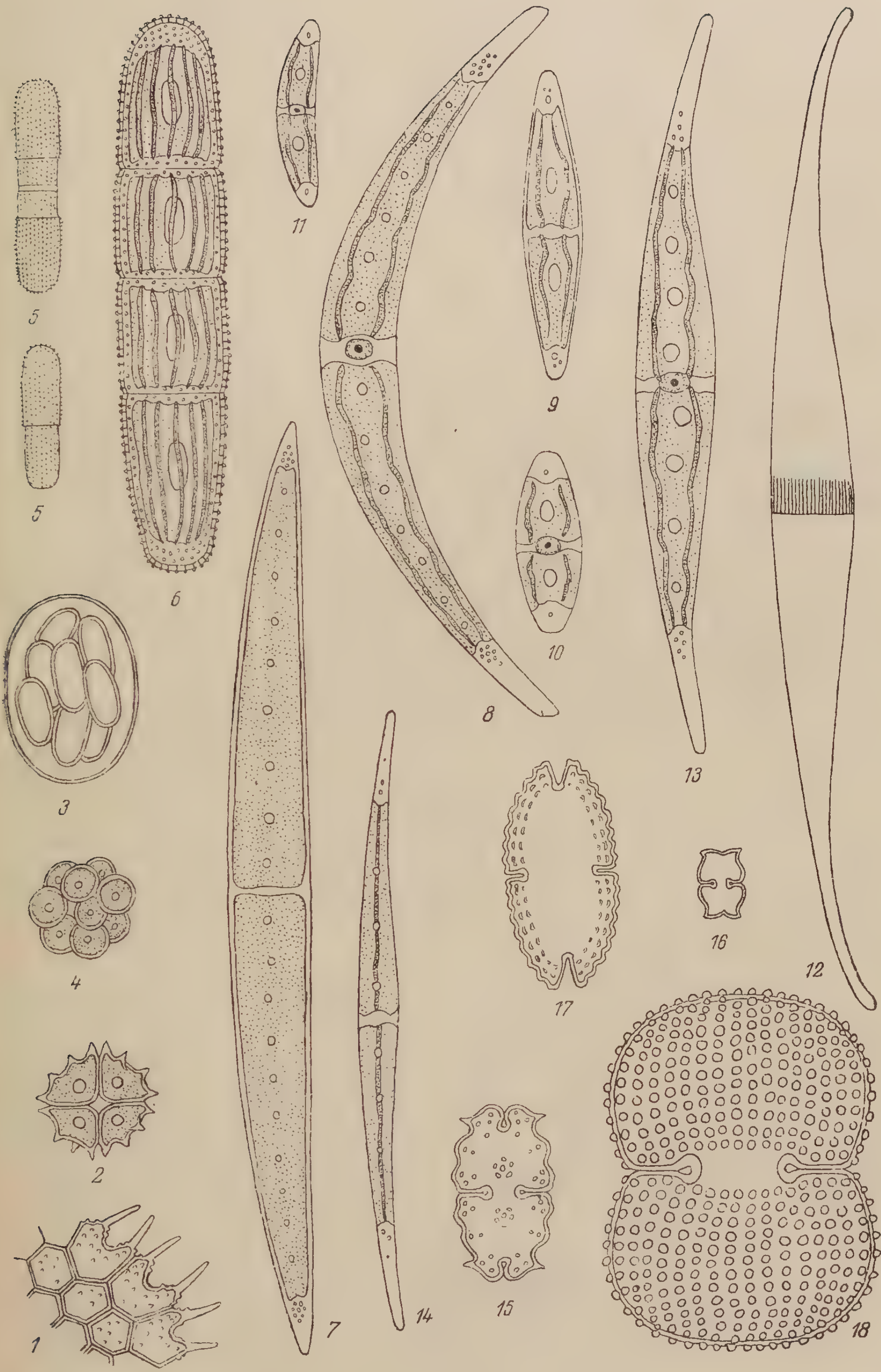

1
2
3
4
5
6
3
10
8
7
10
9
13
11
14
12
15

Таблица II

1 — *Pediastrum Boryanum* (Turp.) Menegh. var. *longicorne* Reinsch. f. *granulata* Brunn.; *2* — *P. Braunii* Wartm.; *3* — *Oocystis elliptica* W. West.; *4* — *Coelastrum microporum* Näg.; *5* — *Penium cylindrus* (Ehrenb.) Bréb.; *6* — *P. margaritaceum* (Ehrenb.) Bréb.; *7* — *Closterium acerosum* (Schr.) Ehrenb. f. *minus* (Hantzsch) Kossinsk.; *8* — *Cl. dianae* Ehrenb. var. *arcuatum* (Bréb.) Rabenh.; *9* — *Cl. navicula* (Bréb.) Lütkem.; *10* — *Cl. navicula* (Bréb.) Lütkem. var. *crassum* (W. et G. West) Grönbl.; *11* — *Cl. pusillum* Hantzsh; *12* — *Cl. rostratum* Ehrenb.; *13* — *Cl. rostratum* Ehrenb. var. *brevirostratum* W. West; *14* — *Cl. subulatum* (Kütz.) Bréb.; *15* — *Euastrum bidentatum* Näg.; *16* — *Eu. binale* (Turp.) Ehrenb.; *17* — *Eu. spetzbergense* (Nordst.) W. Krieg.; *18* — *Cosmarium conspersum* Ralfs var. *latum* (Bréb.) W. et G. West.



5
5
6
11
9
10
8
13
12
3
4
2
1
7
14
15
16
17
18

Таблица III

1 — *Cosmarium asphaerosporum* Nordst.; *2* — *C. cyclicum* Lund. var. *arcticum* Nordst.; *3* — *C. Debaryi* Arch.; *4* — *C. globosum* Bulnh. f. *minor* Boldt; *5* — *C. granatum* Bréb; *6* — *C. granatum* Bréb. var. *subgranatum* Nordst.; *7* — *C. Hammeri* Reinsch. var. *homalodermum* (Nordst.) W. et G. West; *8* — *C. holmiense* Lund.; *9* — *C. holmiense* Lund. var. *integrum* Lund.; *10* — *C. microsphinctum* Nordst.; *11* — *C. notabile* Bréb.; *12* — *C. notabile* Bréb. f. *arcticum* Kossinsk.; *13* — *C. Novae-Semliae* Wille; *14* — *C. Novae-Semliae* Wille var. *sibiricum* Boldt; *15* — *C. pseudoholmii* Borge; *16* — *C. pycnochondrum* Nordst.; *17* — *C. quadratum* Ralfs; *18* — *C. quadratum* Ralfs f. *Willei* W. et G. West; *19* — *C. speciosum* Lund.; *20* — *C. speciosum* Lund. var. *biforme* Nordst.; *21* — *C. speciosum* Lund. var. *simplex* Nordst.; *22* — *C. subarctoum* (Lagerh.) Racib.; *23* — *C. subexcavatum* W. et G. West; *24* — *C. subquasillus* Boldt.

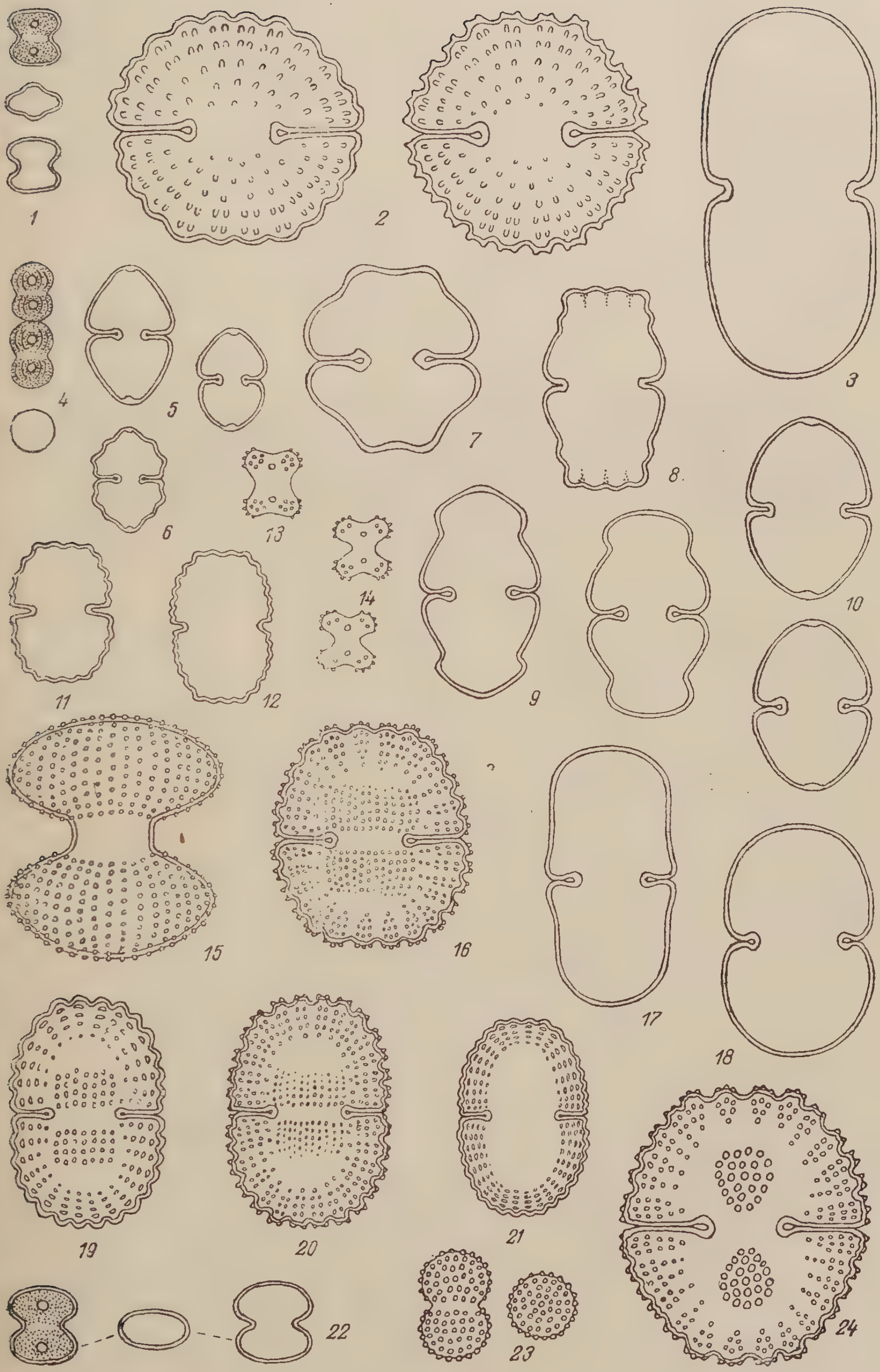
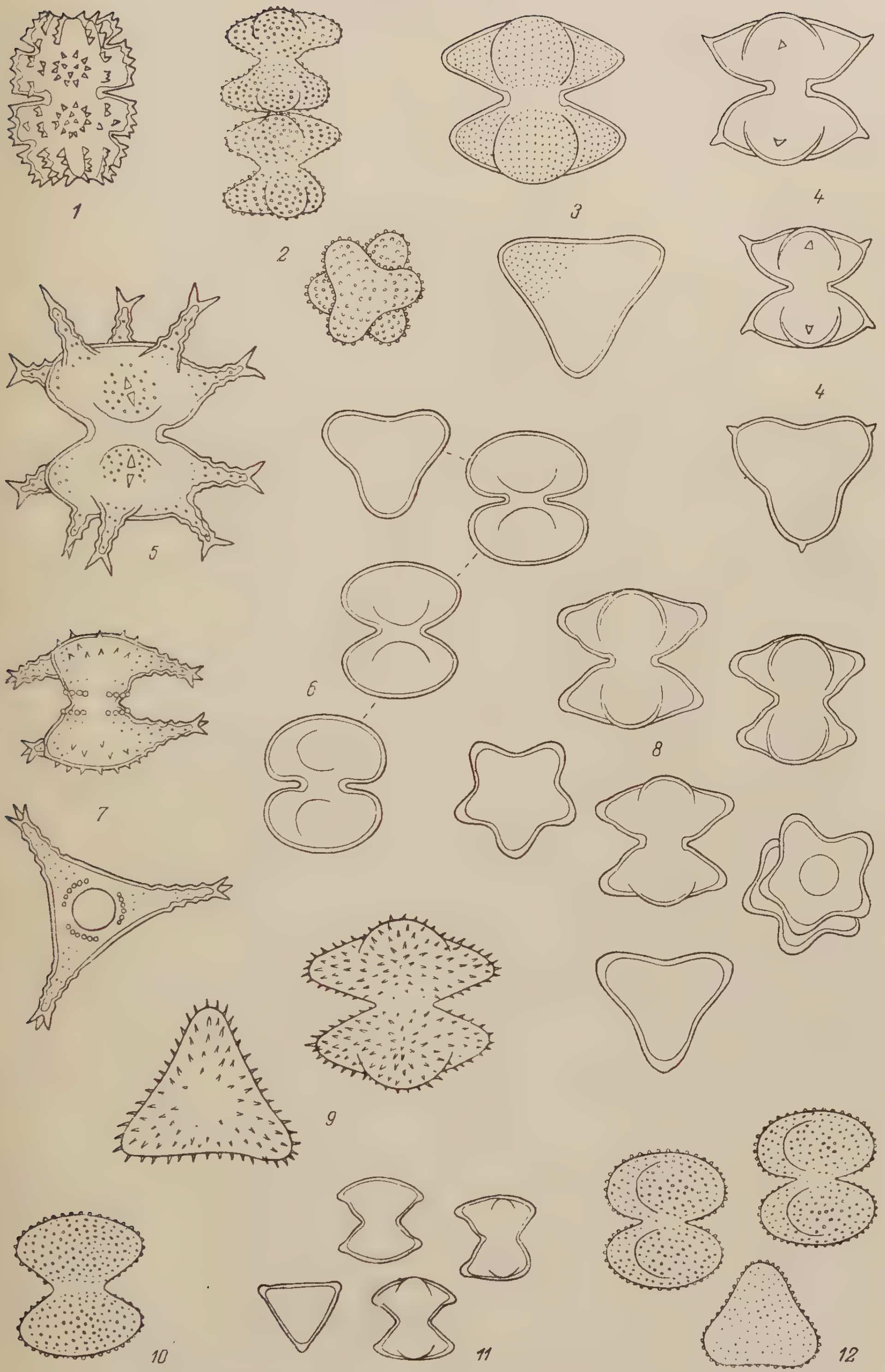

1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16
17
18
19
20
21
22
23
24

Таблица IV

1 — *Staurastrum acarides* Nordst.; *2* — *St. alternans* Bréb.; *3* — *Bieneanum* Rabenh. var. *ellipticum* Wille; *4* — *St. brevispinum* Bréb.; *5* — *St. furcigerum* Bréb., *6* — *St. muticum* Bréb.; *7* — *St. oxycanthum* Arch. var. *polycanthum* Nordst.; *8* — *St. pachyrhynchum* Nordst.; *9* — *St. pilosum* (Näg.) Arch.; *10* — *St. punctulatum* Bréb.; *11* — *St. sibiricum* Borge; *12* — *St. turgescens* De-Not.


1
2
3
4
4
5
6
7
8
9
10
11
12

ТРУДЫ БОТАНИЧЕСКОГО ИНСТИТУТА им. В. Л. КОМАРОВА
АКАДЕМИИ НАУК СССР

СЕРИЯ II, ВЫП. 10, 1956

Л. М. ЗАУЕР

К ПОЗНАНИЮ ВОДОРОСЛЕЙ РАСТИТЕЛЬНЫХ АССОЦИАЦИЙ ЛЕНИНГРАДСКОЙ ОБЛАСТИ

Ценность всякого геоботанического исследования в большой мере зависит от того, насколько широко и всесторонне будут освещены законы, управляющие жизнью и развитием изучаемого растительного сообщества. Всестороннее же исследование для геоботаника — это прежде всего изучение фитоценоза с полным учетом всех входящих в его состав организмов как высших, так и низших. Изучение низших растений (бактерий, грибов, водорослей), населяющих наши леса, луга, степи и пустыни, прольет новый свет на процессы, протекающие в фитоценозах, даст нам ключ к пониманию многих, кажущихся необъяснимыми, явлений. В сущности, значение низших организмов в жизни растительных сообществ уже давно понято большинством советских ботаников. Доказательством этому могут служить многочисленные высказывания в пользу включения в геоботанические работы изучения микроорганизмов, получившие свое отражение на страницах научной печати (Цинзерлинг, 1925; Шенников, 1927, 1938, 1943, 1948; Васильков, 1938; Сукачев, 1946, 1947, 1949; Захаров, 1947; Частухин и Николаевская, 1948, и др.). Если прежде, когда речь заходила об установлении фитоценотических связей, ботаники-споровики обращались обычно к совершенно обособленному изучению ценозов низших растений, то теперь мы все чаще и чаще встречаем в литературе работы, посвященные ценотическим взаимоотношениям между низшими и высшими растениями (см., например: Красильников, Крисс и Литвинов, 1936; Красильников, 1940а, 1940б, 1941, 1944а, 1944б, 1949; Березова, 1941, 1950; Гельцер, 1949; Дорогостайская, 1949; Доросинский и Лазарев, 1949; Новогрудский, 1950, и др.[1]). При этом все больше внимание исследователей привлекается к почве, которая является главной ареной проявления этих взаимоотношений.

Первый, кто определил характер взаимоотношений между почвенными микроорганизмами и высшими растениями и установил значение этих взаимоотношений в питании высших растений, был В. Р. Вильямс. Он указал, что почвенные микроорганизмы и высшие растения связаны между собой отношениями симбиотрофизма, и выделил ряд растительных формаций, в основу чего положил качественные различия симбиотических взаимоотношений между разными группами высших и низших растений. Учение о симбиотрофизме окончательно подорвало механистиче-

[1] В этот неполный перечень не включены работы, специально посвященные микоризе, изучение которой как особого случая взаимозависимости между высшими и низшими растениями ведется уже давно.

ское представление о питании высших растений, которые якобы лишь использовали для этого готовые минеральные вещества, содержавшиеся в почве. С другой стороны, учение о симбиотрофном питании растений подняло на значительно более высокую ступень значение почвенных микроорганизмов, роль которых далеко не исчерпывается одним только превращением органических веществ в минеральные. Существенным моментом оказывается также качественная сторона деятельности тех или иных групп (и даже видов) микроорганизмов: характер их выделений, направленность осуществляемых ими синтетических и аналитических процессов, способность к сосуществованию с определенными видами высших растений, степень участия их в создании почвенной структуры и т. д. Иными словами, роль микроорганизмов почвы заключается в том, что они являются активными созидателями той среды, в которой пребывают корни высших растений. Таким образом, от деятельности микроорганизмов в большой мере зависит питание высших растений, приносимый последними урожай, а следовательно, и характерное свойство всякой почвы — ее плодородие.

Но несмотря на всю важность изучения взаимоотношений между низшими и высшими растениями знания наши в этой области пока еще очень недостаточны. Определенным предпочтением пользуются у исследователей грибы и в особенности бактерии, в то время как водоросли, являющиеся существенной частью растительных группировок, обычно оказываются незаслуженно забытыми. Между тем выяснение фитоценотических взаимоотношений между высшими и низшими растениями невозможно без полного охвата всех растений, составляющих изучаемое сообщество.

Предлагаемая работа не претендует на всестороннее освещение фитоценотических связей между отдельными группами растений в сообществе, что требует многолетних стационарных исследований при участии специалистов различных профилей. Она является лишь попыткой восполнить недостаток наших знаний о составе флоры водорослей вневодных растительных сообществ, выяснить некоторые закономерности распределения в них водорослей, а также наметить главнейшие черты экологии последних, имея в виду не совсем обычные для них (по существующим представлениям) условия жизни.

В соответствии с таким задачами настоящая работа содержит следующие четыре основных раздела: краткий обзор литературы, описание методики работы, описание растительных ассоциаций и выяснение положения в их структуре водорослей, критический систематический список водорослей.

Основная и наиболее трудоемкая часть работы — постановка культур и определение водорослей — проводилась в лаборатории Отдела споровых растений Ботанического института Академии Наук СССР.

За многочисленные консультации, которыми я неограниченно пользовался в продолжение нескольких лет, выражаю искреннюю признательность доктору биологических наук М. М. Голлербаху и доктору биологических наук А. А. Корчагину. Прошу также всех лиц, чьими указаниями и советами я пользовался во время выполнения настоящей работы, принять мою глубокую благодарность.

КРАТКИЙ ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

Вопросы взаимоотношения водорослей с высшими растениями, так же как и вообще вопросы ценологии водорослей, живущих вне водоемов, в настоящее время освещены в литературе весьма недостаточно.

Поэтому в данный обзор помимо работ, посвященных ценологии водорослей, включены также некоторые экологические работы и отдельные произведения, имеющие хотя и косвенное, но в известном смысле близкое отношение к упомянутым проблемам. Все включенные в обзор произведения разделены на следующие группы: работы, касающиеся водорослей — обитателей древесных стволов; работы, посвященные водорослям, населяющим дерновины мхов; работы по почвенным водорослям.

О водорослях, произрастающих на древесных стволах, имеется очень мало специальных работ. Сюда относятся прежде всего весьма обстоятельные исследования К. И. Мейера о некоторых представителях рода *Trentepohlia* (Мейер, 1936а, 1936б, 1937б, 1938, 1945), где, впрочем, экологические данные об этих водорослях даются лишь в качестве добавления к их систематической характеристике.

Шмид (Schmid, 1927) сообщает интересные данные о водном и температурном режиме *Pleurococcus vulgaris* Naeg, характеризуя при этом влагоемкость коры различных древесных пород,[1] являющейся для него субстратом. Аналогичные данные содержит работа Эдлиха (Edlich, 1936), который экспериментировал с *Pleurococcus vulgaris* Menegh., *Stichococcus bacillaris* Naeg. и двумя видами *Apatococcus*.

О встречаемости водорослей в дерновинах мхов сообщается во многих ботанических и специальных, альгологических, работах. Особенно много приводится фактов обитания водорослей в дерновинах сфагнов. Однако особые исследования, посвященные бриофильным водорослям,[2] представляют собой довольно редкое явление. Заслуживающими внимания в этом отношении являются, пожалуй, лишь работы Бегера (Beger, 1927, 1928), в которых разбираются некоторые черты экологии бриофильных диатомовых. Автору, в частности, не удалось установить приуроченности диатомовых к каким-либо видам мхов или даже моховым ассоциациям. Обнаружить приуроченность, по его утверждению, можно лишь начиная с групп ассоциаций или даже с высших фитоценологических единиц. Лучшими местообитаниями для «атмофитных» диатомовых автор считает короткостебельные (например, *Bryum argenteum*, *Funaria hygrometrica* и др.), периодически увлажняемые, умеренно освещенные мхи, причем носителями наиболее богатой флоры диатомовых, по его мнению, являются мхи, растущие на сырых, богатых гумусом почвах.

Среди водорослей, живущих вне водоемов, наибольшее внимание альгологов, однако, привлекали и привлекают почвенные водоросли. Помимо отдельных, случайных указаний на встречаемость водорослей в почвах наличие их в напочвенном покрове нередко отмечается геоботаниками, хотя последние учитывают обычно только видимые невооруженным глазом налеты и пленки, затягивающие почву.

Изучение же почвенных водорослей как особой экологической группы началось примерно лишь со второго десятилетия XX в. История развития почвенной альгологии в течение первых 20—25 лет ее существования весьма полно освещена в работе М. М. Голлербаха «К вопросу о составе и распространении водорослей в почвах» (1936), к которой и следует обращаться всем, интересующимся этим вопросом. Автор приводит почти исчерпывающую сводку литературы по альгологии

---

[1] Автор ссылается при этом на опыты Шталя (E. Stahl. Blitzgefährdung der verschiedenen Baumarten. Jena, 1912).

[2] О том, насколько обоснованным является выделение водорослей, обитающих во мхах, в особую экологическую группировку, а следовательно, и о содержании термина «бриофильные водоросли», см. стр. 64 и 65 настоящей работы.

почв, причем содержание большей части работ подробно разбирается в тексте. По его мнению, в изучении почвенных водорослей существует три направления: физиологическое, наиболее раннее, связанное с развитием общей физиологии растений, флористическое, основоположником которого можно считать Эсмарха (Esmarch, 1911, 1914), и эколого-ценологическое, во главе которого стоит Франсэ (Francé, 1921). Два последних направления развивались независимо друг от друга и нашли свое отражение в произведениях целого ряда авторов (флористическое — в работах: Robbins, 1912; Bristol, 1919b, 1920a; Moore a. Karrer, 1919; Moore a. Carter, 1926; Petersen, 1915, 1928b, 1932a, 1932b; Singh, 1933; эколого-ценологическое — в работах: Fritsch, 1922a, 1922b; Рэссель, 1933; в нескольких работах Бристоль-Роуч). Собственные исследования М. М. Голлербаха основывались на водных и агаровых культурах, при постановке которых применялся слегка измененный питательный раствор Бристоль. Около 100 образцов культивируемых почв из разных районов Ленинградской области показали присутствие в них 108 видов водорослей (без диатомовых, которые не учитывались). Чрезвычайно точная и тщательная методика работы позволила автору установить ряд экологических закономерностей распределения водорослей в почвах, в частности влияние кислотности почв на видовой состав водорослей.

Рассматриваемая работа М. М. Голлербаха (1936), по своему направлению принадлежащая, несомненно, к числу флористических, явилась первым крупным трудом по почвенным водорослям на русском языке и безусловно содействовала повышению интереса к изучению водорослей почв. Следующие затем годы ознаменовались выходом целого ряда работ советских ученых, посвященных проблемам этой отрасли почвенной микробиологии.

Опубликованная вскоре статья К. И. Мейера (1937а), в которой указывается на связь почвенных водорослей с плодородием почв, сообщает о результатах работ автора по исследованию (с альгологической точки зрения) опытного поля и прилежащих к нему болот близ города Дмитрова Московской области. Кратко охарактеризовав исследованные им сообщества высших растений, автор приходит к выводу, что почти все водоросли могут встречаться во всех сообществах, не являясь ни для одного из них характерными. Наблюдается лишь некоторая связь со степенью увлажнения почвы (чем влажнее почва, тем богаче числом видов ее население и наоборот). Список встреченных водорослей содержит 87 видов.

С. В. Одинцова (1941), исследуя месторождения селитры в Средней Азии, обнаруживает в пустыне Восточного Памира (на высоте 4000 м над ур. м.), на поверхности потолка так называемых «ниш выдувания», корочку, образованную синезеленой водорослью *Gloeocapsa minor*, которая, как показали культуры, способна фиксировать атмосферный азот. Оказалось, что *Gloeocapsa minor* осуществляет в пустыне этот процесс, замещая в этом отношении азотфиксирующие бактерии, присутствие которых предполагалось, но которые не были обнаружены.

А. И. Прошкина-Лавренко (1942) применяет результаты анализа флоры диатомовых в подах Харьковской области для объяснения происхождения солодей, причем высказывает мнение, что накопление кремнезема в солодях вряд ли может осуществляться за счет отложения панцырей диатомовых, которые никогда не достигают в подах массового развития.

А. П. Виноградов и Е. А. Бойченко (1942) экспериментальным путем (методом культур) доказывают способность диатомовых *Nitzschia*

palea W. Sm. и *Navicula minuscula* Grun. вызывать разрушение каолина путем воздействия на него выделяемой ими слизи.

В качестве продолжения исследования, начатого М. М. Голлербахом в 1936 г., следует рассматривать опубликованную им через десять лет обзорную статью (Голлербах, 1946а), в которой автор знакомит читателя со всеми новейшими данными о роли водорослей в почвах.

За период с 1944 по 1947 г. появляется серия работ по исследованию альгофлоры некоторых почв среднеазиатских пустынь, в частности по установлению природы корочек, покрывающих поверхность такыров (Болышев и Евдокимова, 1944; Болышев и Манучарова, 1946, 1947). Этот же вопрос послужил темой доклада Н. Н. Болышева «Влияние синезеленых водорослей на физические свойства почв», сделанного им 23 апреля 1945 г. на расширенной сессии Ученого совета Почвенного института АН СССР, посвященной вопросам изучения биологии почв (см. Рыбалкина, 1945). Авторы устанавливают биологическое происхождение этих корочек и отмечают в то же время, что главная роль в их образовании принадлежит синезеленым водорослям. Приводя состав встреченных водорослей, авторы указывают на борьбу между водорослями и высшими растениями, которая происходит при заселении такыров. В последней из упомянутых работ (Болышев и Манучарова, 1947) сообщаются также наблюдения о связи распределения водорослей с концентрацией водородных ионов и результаты интересных опытов по проникновению света в глубокие слои пустынных почв. Установлено присутствие водорослей в глубоких (до 1 м) горизонтах почв. Подмечено также присутствие особых, только этим горизонтам свойственных видов. Авторы приходят к выводу, что водоросли в глубоких горизонтах почв находятся не только в покоящемся состоянии, но представлены живыми вегетирующими особями.

В своей рецензии на эти работы М. М. Голлербах (1949) характеризует их как новый этап в изучении почвенных водорослей СССР.

Интересные наблюдения над сменой водорослевых группировок на обнаженном (после взрыва плотины во время Отечественной войны) дне Днепровского водохранилища провел В. А. Цымбалюк (1948). Пользуясь методом культур, он обнаружил в обнаженных илах присутствие водорослей, не свойственных Днепру, но характерных для комплекса видов, найденных М. М. Голлербахом в почвах Ленинградской области.

Б. А. Келлер (1948, глава I) опубликовал результаты своих работ (проведенных в 1942 г.) по экспериментальному изучению фиксации атмосферного азота синезелеными водорослями, покрывающими поверхность пустынных почв (сероземов) в окрестностях Ашхабада. Опыты во всех случаях дали положительные результаты: наблюдалось значительное накопление азота в почвах за счет атмосферного азота. Автор считает, что такое накопление азота обязано своим происхождением фитоценозу синезеленых водорослей и азотусвояющих бактерий. В заключение автор высказывает мысль (стр. 29) о возможности организации в Туркмении промышленного получения селитры биологическим путем — за счет азота атмосферы.

А. М. Музафаров (1949, 1953) призывает к расширению работ по изучению почвенных водорослей в связи со значением их для повышения плодородия.

П. М. Балев (1949), указывая на стимулирующее значение удобрения в повышении жизнедеятельности почвенных водорослей, подчеркивает значение последних в процессе накопления органического вещества почвы.

А. М. Матвиенко (1950) посвящает свое исследование почвенной альгофлоре дубовых лесов Лесостепной научно-исследовательской станции «Лес на Ворскле».

В работе К. А. Гаврилова (1950), задачи которой в целом более широки, имеются данные о почвённых водорослях ряда лесных насаждений Сумской области. Э. А. Штина и Н. Н. Болышев (1951) и Э. А. Штина (1952) приводят данные по водорослям некоторых почв учебноопытного участка Кировского сельскохозяйственного института, сделав попытку количественного учета особей водорослей.

Поскольку в работах А. М. Матвиенко, К. А. Гаврилова и Э. А. Штиной и Н. Н. Болышева имеются данные по лесным группировкам, содержание этих работ рассматривается более подробно при анализе материалов, полученных в результате наших исследований (см. стр. 72—73).

Работы, опубликованные за последнее время, содержат данные по альгофлоре главным образом южных почв, из числа которых большое внимание уделяется, в частности, почвам такыров (Болышев, 1952; Родин, 1952; Болышев и Мжельская, 1952; Болышев и Манучарова, 1952; Болышев и Воробьева, 1953; Болышев и Тюрденева, 1953; Мельникова, 1953; Базилевич, Голлербах и др., 1953; Базилевич, Родин и др., 1953). Из наиболее важных вопросов, которых касаются авторы, следует прежде всего отметить вопрос о взаимоотношениях почвенных водорослей с высшими растениями, об изменении водорослями в результате вегетации pH среды, а также о связи развития водорослевой флоры с процессом засоления почв.

Весьма ценной в теоретическом и практическом отношении является содержательная статья Э. А. Штиной (1953), в которой автор приводит результаты своих наблюдений о составе флоры и сменах группировок водорослей на полях травопольных севооборотов учебно-опытного хозяйства Кировского сельскохозяйственного института, данные о количественном содержании водорослей в различных почвах и в ризосфере посеянных трав (клевера и тимофеевки), а также данные по изучению влияния вспашки на группировки почвенных водорослей.

Наконец, М. М. Голлербах (1953) в своем докладе на Конференции по вопросам почвенной микробиологии, созванной в декабре 1951 г. Институтом микробиологии АН СССР, дает почти полную сводку всего известного в настоящее время о роли водорослей в почвенных процессах.

Новейшая иностранная литература по почвенным водорослям хотя и содержит довольно большое количество названий, однако характеризуется почти полным отсутствием капитальных трудов. Следует особо отметить упорное игнорирование иностранными авторами советских почвенно-альгологических работ, что, разумеется, наносит ущерб прежде всего их собственным исследованиям.

Едва ли в настоящее время, после выхода в свет работ М. М. Голлербаха (1936, 1946а, 1949), рассмотренных выше, а также некоторых других его работ (1935а, 1935б, 1946б), могут представлять большой интерес обзорные статьи и отдельные главы, касающиеся почвенных водорослей, входящие в различные иностранные сборники и руководства по альгологии (Fritsch, 1936; Rippel, 1937; Chapman, 1941). Данные, содержащиеся в них, уже в значительной мере устарели и общеизвестны.

Среди иностранных работ, посвященных специально почвенным водорослям, наиболее значительной является монография Петерсена (Petersen, 1935). Своими исследованиями в Дании (и частично Гренландии) автор показал, что как обрабатываемые, так и необрабатываемые

почвы содержат богатую флору водорослей, живущих не только на поверхности, но и в глубоких, недоступных для проникновения света, горизонтах. Установив, что видовой состав водорослей на поверхности и в глубоких слоях совершенно тождественен, автор, основываясь на своих экспериментах, высказывает мнение, что активное проникновение водорослей в глубокие слои тем не менее нельзя считать вероятным. Он склоняется к мысли, что в глубокие слои почвы водоросли вмываются дождевыми водами, возможность чего подтверждена им опытным путем [подобное мнение было ранее высказано Эсмархом (Esmarch, 1914)]. Автором проводились также опыты по установлению способности водорослей выносить длительное и сильное высыхание. Уделяя большое внимание вопросу о фиксации водорослями атмосферного азота, автор считает, что какое-либо отношение к этому процессу могут иметь только водоросли, обитающие на поверхности. Систематический список содержит 137 названий.

Джемс (James, 1935) приводит для некоторых песчаных, глинистых и известковых почв Англии 18 видов и разновидностей водорослей (не считая диатомовых, которые почему-то не содержатся в списке, хотя для нескольких форм даны рисунки).

Работа Филлипсон (Phillipson, 1935) представляет интерес главным образом тем, что она является пока единственным исследованием альгофлоры почв Австралии. В садовых почвах и «почвах, покрытых кустарником» одного из районов этого континента автором обнаружено 34 вида водорослей, из которых многие свойственны не только Австралии, но встречаются также и в других частях света.

Нельзя признать удачной попытку Фегера (Feher, 1936) установить географическое распространение водорослей (687 видов!) на основании единичных находок в различных частях света. Указывая географические координаты местонахождений, автор, располагая данными всего лишь из нескольких точек земного шара, совершенно механически устанавливает область распространения той или иной водоросли. Естественно, что он приходит к неверным выводам о космополитизме большинства видов почвенных водорослей.

Работы Фентона (Fenton, 1938, 1943) тоже требуют весьма критического к себе отношения. Взгляды автора, в течение многих лет изучавшего водоросли одного из районов Шотландии,[1] ни в коем случае не могут быть приняты советскими учеными вследствие их явно метафизической сущности. Являясь последователем американского направления в фитоценологии, автор переносит в альгологию теорию климакса, выдвинутую в свое время Клементсом и давно развенчанную учеными нашей страны. Так, Фентон (Fenton, 1943) считает, что сукцессии на возделываемой почве всегда образуют ряд: протонема — мхи — зеленые водоросли — синезеленые водоросли. Сообщество синезеленых рассматривается им как завершающее, как тот климакс, к которому якобы неизбежно приходят сообщества предшествовавшие. Здесь ошибочна прежде всего сама эта теория смен, так как в действительности нередко водоросли предшествуют мхам, и, таким образом, весь процесс может идти как раз в обратном направлении: водоросли — мхи. Кроме того, нельзя рассматривать смены сообществ почвенных водорослей оторванно от смен прочей растительности, а в том случае, если речь идет о почвах возделываемых, — от биологических особенностей и методики выращивания той

---

[1] Здесь приводятся только две работы Фентона, непосредственно касающиеся почвенных водорослей.

или иной сельскохозяйственной культуры. Значительно снижает ценность работы отсутствие видовых названий водорослей.

Синг (Singh, 1939) указывает для рисовых полей некоторых районов Индии 43 вида и разновидностей водорослей (синезеленых — 14, зеленых — 17, диатомовых — 12). Однако не все из упоминаемых им водорослей можно признать истинно почвенными, так как рисовые поля, как известно, на длительные периоды бывают залиты водой и в силу этого должны быть отнесены все же к типу водных местообитаний. Это, естественно, отражается на флоре водорослей, которая на рисовых полях имеет, очевидно, смешанный характер.

В противоположность Фентону, Бут (Booth, 1941), основываясь на своих наблюдениях, показывает (правда, для почв, повидимому, не обрабатываемых), что синезеленые составляют начальную стадию сукцессии водорослей на громадных пространствах сильно размытой местности в одном из южных районов Соединенных Штатов. По свидетельству автора, пласт водорослей, после того как он образуется на почве, удерживается на ней в течение многих лет (до тех пор, пока высшие многолетние растения не создадут густого покрова) и, с одной стороны, содействует сохранению почвенной влаги, так как препятствует фильтрации воды в почву, а с другой — оказывает значительное сопротивление эрозии.

Джон (John, 1942), изучавший состав водорослей некоторых необрабатываемых (лесных, луговых, верещатниковых, дюнных и др.) почв Англии, устанавливает зависимость его от pH почвы, содержания $CaCO_3$ и подтверждает явление микростратификации водорослей в поверхностных горизонтах, что было уже ранее подмечено Бристоль-Роуч (Bristol-Roach, 1927a). По данным автора, синезеленые, желтозеленые и диатомовые растут лучше в щелочных почвах, тогда как зеленые определенно предпочитают кислые. Так, например, флора водорослей кислых почв верещатников слагается почти полностью из зеленых водорослей. Известковые почвы обладают характерной флорой водорослей, из которых автор считает показательными *Nostoc commune*, *Microcoleus vaginatus*, *Navicula mutica* var. *nivalis*, *Bumilleriopsis Peterseniana* и некоторые другие. Освещается также поведение водорослей в культурах. Список водорослей с критическими примечаниями к отдельным видам (примечаний лишены почему-то только диатомовые!), опубликованный в отдельной работе (Fritsch a. John, 1942), содержит 96 названий (синезеленых — 21, зеленых — 42, желтозеленых — 10, диатомовых — 22),[1] из которых 20 относятся к водорослям, впервые описанным.

Серия работ Лунда (Lund, 1945, 1946, 1947a, 1947b), исследовавшего 67 образцов различных почв Англии, содержит большое количество фактических данных. Так, например, автором рассматривается отношение почвенных водорослей к щелочности почв, присутствию в них карбоната кальция, доступных фосфатов и нитратов. Затронуты вопросы микростратификации водорослей в почвах и существования сезонных смен (автор считает, что правильного чередования сезонных смен нет, а что существуют лишь изменения количества видов в связи с изменениями погоды). Особенно много места уделено в работе диатомовым водорослям, для которых имеется даже специальная глава, посвященная «фактору величины» («the size factor»). В этой главе разбирается вопрос зависимости размеров створки (длины, ширины, а также и частоты штриховки) от условий существования, сравниваются размеры створок видов, обитающих в воде и в наземных условиях, а для отдельных видов при-

[1] В это число не включены *Chrysophyceae*, которые до вида не определялись, и одна встреченная эвглена.

ведены данные по изменчивости отношения внешней поверхности клетки к ее объему.

В общем, в упомянутых четырех работах Лунда приводится 134 вида, разновидности и формы водорослей. В это число входят 33 вновь описанных вида и разновидности, причем 12 из них представляют собой новые хламидомонады.

Флетчер и Мартин (Fletcher and Martin, 1948) устанавливают присутствие микроорганизмов, в том числе и водорослей в дождевой корочке (raincrust) на пустынных почвах Аризоны. По мнению авторов, с присутствием микроскопической растительности связано улучшение инфильтрации воды, уменьшение интенсивности процесса эрозии и обогащение почвы органическим веществом.

Наконец, следует упомянуть небольшую работу Дювиньо и Симоэнса (Duvigneaud et Symoens, 1950), в которой авторы описывают красноватые корки синезеленых водорослей на поверхности почв африканских степей и саванн и тоже отмечают их противоэрозионную роль.[1]

В заключение настоящего краткого образа литературы необходимо отметить, что уже самый факт существования такого, сравнительно большого, количества работ по почвенным водорослям свидетельствует о том интересе, который проявляют альгологи к этой еще чрезвычайно молодой отрасли почвенной микробиологии. При этом следует иметь в виду, что в данный обзор включены лишь работы преимущественно флористического направления. Несмотря на то, что сделанного еще далеко недостаточно и что многие стороны биологии почвенных водорослей требуют еще самого тщательного изучения, можно утверждать, что той суммы знаний, которой мы располагаем в настоящее время об этой группе почвенных микроорганизмов, вполне достаточно для того, чтобы направить наши усилия на исследование их ценотических взаимоотношений с другими группами микроорганизмов, а также и с высшими растениями. Постановка таких широких эколого-фитоценологических работ будет иметь не только большое научно-теоретическое значение, но принесет немалую пользу также сельскохозяйственной практике, дав в руки человека еще одно средство воздействия на протекание биологических процессов в почве.

МЕТОДИКА РАБОТЫ

Работа, послужившая основанием для написания настоящей статьи, слагалась в основном из четырех частей: 1) выбора и описания растительных ассоциаций, в которых предполагалось провести изучение водорослей, 2) сбора материала, 3) постановки культур и 4) определения водорослей.

Главным критерием при выборе растительных ассоциаций была прежде всего их естественная сохранность и возможно меньшая под-

---

[1] К сожалению, в обзор не пришлось включить представляющую известный интерес работу Фернандеса (F. Fernandes a. J. Bhat. A note on the assotiation of Chlorococcum humicolum in the roots of Cycas revoluta. Current Sci., 14, 9, 1945), которую, несмотря на все приложенные усилия, до настоящего времени достать не удалось. Кроме своеобразного случая образования альгоризы, что отражено в названии, в этой работе, судя по некоторым косвенным данным, затронут вопрос фиксации Chlorococcum humicola свободного азота, — вопрос, который уже давно дискуссируется в альгологической литературе и который, будучи решен положительно для некоторых синезеленых водорослей (см., например: Одинцова, 1941; Келлер, 1948; Burris, Eppling и др., 1943), в отношении зеленых еще со времени исследований Шарпантье (Charpentier, 1903a) остается неразрешенным и вызывает законное сомнение.

верженность влиянию человека. С другой стороны, выбранные растительные ассоциации должны были быть расположены территориально близко друг от друга и в то же время район работ в целом не должен был быть слишком отдален от лабораторной базы, которая находилась в г. Ленинграде. Ввиду того, что в окрестностях Ленинграда в настоящее время почти невозможно найти такой участок, где растительный покров не испытывал бы на себе в той или иной степени влияния человеческой деятельности, решено было остановиться на растительных ассоциациях, свободных от влияния человека лишь относительно.

В результате длительных поисков были, наконец, найдены три ассоциации — Piceetum myrtilloso-caricoso-hylocomiosum, Pinetum mixto-vaccinioso-sphagnosum и Agrostidetum leontodontosum, удовлетворявшие в известной мере указанным выше требованиям (характеристику этих ассоциаций см. в следующем разделе).

Изучение альгофлоры болота решено было из настоящей работы исключить. Причина этого заключается в том, что если при исследовании леса и луга вполне закономерно было использовать в качестве объекта изучения обособленную ассоциацию, то в отношении болота такой подход никак нельзя было бы оправдать, поскольку болото представляет собой комплекс бесчисленных, незначительных по площади (вплоть до отдельных дерновин мхов!) ассоциаций, результаты изучения которых вряд ли были бы сравнимы с результатами изучения ассоциаций лесных и луговых. Кроме того, альгофлора болота, как местообитания по существу полуводного, имеет в своем составе большое число гидрофильных водорослей, учет которых непомерно расширил бы рамки настоящей работы.

Сбор материала в намеченных для работы ассоциациях производился в течение летних месяцев 1946, 1947 и 1949 гг. В 1946 г. были собраны мхи и образцы с поверхности почвы, всего 25 проб. В 1947 г. было взято 16 проб из отдельных почвенных горизонтов, начиная от поверхности до глубины 50 см, а также 5 проб из дерновин мхов, росших над почвенными ямами. В 1949 г. был произведен сбор аэрофильных водорослей, обитавших на стволах деревьев (7 проб). Кроме того, в ходе работы было решено использовать в качестве сравнительного материала две почвенные пробы, взятые на культивируемых землях (овсяном поле и огороде). Таким образом, общее количество проб, послуживших основанием для настоящей работы, составляет 55. Приводим их перечень.

Пробы, взятые в еловом лесу (Piceetum myrtilloso-caricoso-hylocomiosum).

1. Зеленый налет на стволе старой березы, на высоте около 1.5 м. Экспозиция на юго-запад. 20 VII 1949.

2. Зеленый налет на стволе старой ели, на высоте 0.5 м. Экспозиция на юг. 20 VII 1949.

3. Зеленый налет на стволе старой ели, на высоте 0.5 м. Экспозиция на север. 20 VII 1949.

4. Дерновина *Entodon Schreberi*, верхние части мха, pH 5.28. 1 VIII 1947.

5. Дерновина *Entodon Schreberi* (в другом месте леса), верхние части мха, pH 5.0. 1 VIII 1946.

6. Дерновина *Entodon Schreberi*, нижние части мха и подстилка, pH 5.0. 1 VIII 1946.

7. Дерновина *Hylocomium proliferum*, верхние части мха, pH 5.0. 1 VIII 1946.

8. Рыхлая дерновина *Dicranum undulatum* в тени у основания кочки, верхние части мха, pH 5.0. 1 VIII 1946.

9. Рыхлая дерновина *Dicranum undulatum* в тени у основания кочки, нижние части мха и подстилка, pH 5.0. 1 VIII 1946.

10. Дерновина *Polytrichum commune*, верхние части мха, pH 5.0. 1 VIII 1946.

11. Дерновина *Polytrichum commune*, нижние части мха и подстилка, pH 5.0. 1 VIII 1946.

12. Дерновина *Sphagnum amblyphyllum* в понижении, верхние части мха, pH 4.0. 1 VIII 1946.

13. Дерновина *Sphagnum amblyphyllum* в понижении, нижние части мха и подстилка, pH 5.0. 1 VIII 1946.

14. Дерновина *Sphagnum centrale* на небольшом повышении, верхние части мха, pH 4.0. 1 VIII 1946.

15. Дерновина *Sphagnum centrale* на небольшом повышении, нижние части мха, pH 4.5. 1 VIII 1946.

16. Почва с глубины 0—3 см. Горизонт A_0 (лесная подстилка), pH 5.0. 1 VIII 1946.

17. Почва с глубины 4—5 см. Переходный горизонт A_0—A_1 pH 3.5. 1 VIII 1946.

18. Почва с глубины 8 см. Переходный горизонт A_0—A_1 (в другом месте леса), pH 3.92. 1 VIII 1947.

19. Почва с глубины 18 см. Легко-суглинистый горизонт A_1—A_2, pH 4.46. 1 VIII 1947.

20. Почва с глубины 25 см. Легко-суглинистый горизонт A_2G, pH 5.3. 1 VIII 1947.

21. Почва с глубины 45 см. Средне-суглинистый горизонт BG, pH 5.6. 1 VIII 1947.

Пробы, взятые в сосновом лесу (Pinetum mixto-vaccinioso-sphagnosum).

22. Зеленоватый налет на слущивающейся корке ствола старой сосны, на высоте около 1 м. Экспозиция на юг. 23 VII 1949.

23. Зеленоватый налет на слущивающейся корке ствола старой сосны, на высоте около 1 м. Экспозиция на север. 23 VII 1949.

24. Зеленоватый налет на слущивающейся корке ствола старой сосны (другое дерево), на высоте около 1 м. Экспозиция на север. 23 VII 1949.

25. Зеленоватый налет на стволах молодых *Betula verrucosa* (подрост), на высоте 15—20 см. 23 VII 1949.

26. Подушка *Entodon Schreberi* на кочке, верхние части мха, pH 5.0. 6 VIII 1946.

27. Подушка *Entodon Schreberi* на кочке, нижние части мха, pH 5.0. 6 VIII 1946.

28. Сухая дерновина *Dicranum undulatum* на юго-восточном склоне возвышения у подножия сосны, pH 4.0. 6 VIII 1946.

29. Сырая дерновина *Dicranum undulatum* на северном склоне возвышения у подножия сосны, pH 4.5. 6 VIII 1946.

30. Дерновина *Polytrichum commune* в тени кустарничков, верхние части мха, pH 4.5. 6 VIII 1946.

31. Дерновина *Polytrichum commune* в тени кустарничков, нижние части мха, pH 4.5. 6 VIII 1946.

32. Подушка *Sphagnum acutifolium*, верхние части мха, pH 4.5. 6 VIII 1946.

33. Подушка *Sphagnum acutifolium*, нижние, мертвые, части мха и слабо разложившийся торф с глубины 10 см, pH 4.5. 6 VIII 1946.

34. Подушка *Sphagnum acutifolium* (в другом месте леса), верхние части мха, pH 5.04. 1 VIII 1947.

35. Подушка *Sphagnum acutifolium*, нижние, мертвые, части мха и слабо разложившийся торф с глубины 10 см, pH 4.05. 1 VIII 1947.

36. Почва с глубины 10 см. Горизонт A_0 (слабо разложившийся торф), pH 4.0—4.5. 6 VIII 1946.

37. Почва с глубины 15 см. Горизонт A_0 (средне разложившийся торф), pH 4.0. 6 VIII 1946.

38. Почва с глубины 20 см. Гумусовый горизонт A_1, pH 4.24. 1 VIII 1947.

39. Почва с глубины 24 см. Супесчаный горизонт A_2, pH 5.22. 1 VIII 1947.

40. Почва с глубины 40 см. Супесчаный горизонт B, pH 5.11. 1 VIII 1947.

Пробы, взятые на лугу (Agrostidetum leontodontosum).

41. Мертвые части трав и мох *Brachythecium salebrosum* на поверхности почвы (горизонт A_0), pH 6.5—7.0. 16 IX 1946.

42. Мертвые части трав и мхи на поверхности почвы (горизонт A_0), pH 6.15. 7 IX 1947.

43. Мертвые части трав и мхи на поверхности почвы (в другом месте луга), pH 6.36. 7 IX 1947.

44. Почва с глубины 0—0.5 см (поверхность). Дерновый горизонт A_1, pH 5.5. 16 IX 1946.

45. Почва с глубины 0—0.5 см (поверхность). Дерновый горизонт A_1 (в другом месте луга), pH 5.54. 7 IX 1947.

46. Почва с глубины 0—0.5 см (поверхность). Дерновый горизонт A_1 (в другом месте луга), pH 5.15. 7 IX 1947.

47. Почва с глубины 10 см. Дерновый горизонт A_1, pH 5.46. 7 IX 1947.

48. Почва с глубины 10 см. Дерновый горизонт A_1 (в другом месте луга), pH 5.15. 7 IX 1947.

49. Почва с глубины 19 см. Средне-суглинистый горизонт A_2, pH 5.93. 7 IX 1947.

50. Почва с глубины 20 см (в другом месте луга). Средне-суглинистый горизонт A_2, pH 6.15. 7 IX 1947.

51. Почва с глубины 30 см. Суглинистый горизонт BG, pH 6.05. 7 IX 1947.

52. Почва с глубины 50 см. Суглинистый горизонт BG, pH 6.22. 7 IX 1947.

53. Почва с глубины 50 см. Суглинистый горизонт BG (в другом месте луга), pH 5.96. 7 IX 1947.

Проба, взятая на овсяном поле.

54. Почва с поверхности, среди посева, pH 6.5. 16 IX 1946.

Проба, взятая на огороде
(на участке, используемом для посадки картофеля).

55. Почва с поверхности (тяжелый суглинок), pH 6.5. 25 VII 1946.

Водоросли, обитавшие на стволах, собирались вместе с кусочками коры, на которых они находились. Мхи собирались в виде дерновин, состоявших, насколько это было возможно осуществить, из одного вида. В тех случаях, когда желательно было исследовать отдельно верхние и нижние

части дерновин, последние разрезались на две части стерильными ножницами (линия разреза шла по границе между зелеными и незелеными частями растений мха). Необходимо заметить, что нижние части дерновин почти всегда были погружены в подстилку и отделить их от нее практически было невозможно.

Для сбора почвенных образцов в каждой из указанных ассоциаций выкапывалась яма (на лугу даже две) глубиной до 60 см. При этом делалось описание почвенного разреза (см. следующий раздел). Чтобы избежать возможного перемешивания материала, имевшего своим происхождением разные горизонты, и связанного с этим заноса водорослей или их покоящихся стадий из одного образца в другой, взятие почвенных проб производилось следующим образом.

Поверхность одной из стенок ямы (обычно той, которая не освещалась солнцем, во избежание ее быстрого высыхания) тщательно выравнивалась обыкновенным садовым совком. Для последующих операций применялись столовые ложки из нержавеющей стали, которые перед началом работы погружались в банку с 96-градусным спиртом, где и находились до их использования. Каждая ложка вынималась из банки с небольшим количеством спирта, который поджигался. Простерилизованная таким образом первая ложка упротреблялась для снятия наружного слоя того почвенного горизонта, из которого предполагалось взять материал. Вторая ложка, стерилизованная тем же способом, применялась для прорытия горизонтального углубления (8—10 см) в толще исследуемого горизонта. Непосредственное взятие почвенного образца производилось на задней и верхней стенках этого углубления третьей стерилизованной ложкой. После этого все три ложки снова погружались в спирт и в дальнейшем тем же путем использовались для взятия проб из других горизонтов. Во всех случаях взятие материала производилось сначала в горизонтах более глубоких, а затем в расположенных ближе к поверхности. Такая последовательность «снизу вверх» предупреждала возможность перемешивания материала отдельных образцов, что легко могло случиться при осыпании частиц почвы, которого нельзя устранить при такого рода работах.

Все пробы, как почвенные, так и прочие, на месте сбора заключались в стерильные бумажные (из непроклеенной толстой бумаги) конверты, на которых писалась соответствующая этикетка. Конверты, содержавшие материал из глубоких почвенных горизонтов, завертывались, кроме того, каждый в отдельный лист непроклеенной бумаги для большей гарантии от заноса водорослей из других образцов при сортировке и перекладывании конвертов.

Каждый раз по возвращении с экскурсии часть материала каждой пробы подвергалась просмотру под микроскопом. Присутствие живых водорослей отмечалось в протоколах, причем неопределимые экземпляры измерялись, зарисовывались и снабжались возможно более полным описанием, что в дальнейшем позволяло идентифицировать их с водорослями, развивавшимися в культурах. Часть материала каждой пробы еще в свежем состоянии закладывалась в стерильные чашки Петри, которые после добавления в них по 10 см^3 дистиллированной воды выставлялись на свет (перед окном, обращенным на север).[1]

Другая часть материала была использована для определения pH, которое вследствие отсутствия в то время более точных приборов, произ-

---

[1] Эти чашки Петри в дальнейшем изложении будут именоваться «почвенными культурами» в отличие от культур водных (на жидкой питательной среде) и агаровых.

водилось колориметрическим методом Михаэлиса с точностью до 0.5. Однако определение более чувствительным электропотенциометрическим методом, которое впоследствие удалось осуществить в лаборатории Отдела споровых растений Ботанического института Академии Наук СССР, не показало существенных погрешностей в определении, а лишь уточнило полученные результаты.

Основная же часть материала проб доводилась до воздушно-сухого состояния и в таком виде сохранялась в течение всего периода работы. В дальнейшем эта часть материала была использована для постановки культур.

Хранение проб в воздушно-сухом состоянии, как это уже доказано ранее М. М. Голлербахом (1936), существенно не влияет на полноту выявления видового состава водорослей в культурах. С другой стороны, такой способ хранения дает целый ряд практических преимуществ и прежде всего гарантирует сравнимость результатов, поскольку культуры на материале разновременно собранных проб могут быть поставлены одновременно, при наличии вполне тождественных условий среды; поскольку наблюдения за культурами могут вестись в течение одного и того же периода времени и т. д. Кроме того, при использовании сухого материала представляется возможным делать сопоставления с повторными культурами, если необходимость постановки последних возникает в ходе работы, а также с работами других авторов, которые пользовались этим методом (например: Bristol, 1920a; Голлербах, 1936; Матвиенко, 1950, и др.).

Для наиболее полного выявления видового состава водорослей было поставлено две серии (общим числом 80) культур на питательной среде. Дата постановки первой серии — 12 III 1947, второй — 31 V 1948. Все основные культуры в количестве двух на каждую пробу ставились на жидкой среде, для некоторых же проб в качестве параллельных были поставлены культуры также на среде твердой, агаровой. Культуральными сосудами служили колбы Кресслинга и колбы Виноградского объемом 100 см^3.

В качестве жидкой питательной среды применялся раствор А. Н. Данилова. Приготовление его заключалось в следующем. Одна часть садовой листовой земли взбалтывалась в течение 3 минут с тремя частями дважды перегнанной дестиллированной воды. Затем вода профильтровывалась через бумажный фильтр, а полученная вытяжка разбавлялась дважды перегнанной дестиллированной водой из расчета три части воды на одну часть вытяжки. В разбавленной таким образом вытяжке растворялись азотнокислый кальций [$Ca(NO_3)_2$] и двузамещенный фосфат калия (K_2HPO_4) в количестве по 0.2 г на 1 л жидкости. После определения pH (электропотенциометрическим способом) полученный раствор разливался по колбам, по 50 см^3 в каждую.

Выбор для культивирования водорослей именно раствора Данилова был основан прежде всего на том, что, имея в своем составе вытяжку из листовой земли, он содержал примерно в нужной пропорции все вещества, необходимые для развития растительных организмов. Добавление же указанных солей имело целью лишь усилить его питательность за счет обогащения такими важными элементами, какими являются азот, калий и фосфор. Этим раствор Данилова выгодно отличается от чисто минеральных смесей, нередко применяемых для культивирования водорослей.

Вторым весьма существенным преимуществом этого раствора предполагалась его буферность, т. е. способность сохранять на постоянно одинаковом уровне концентрацию водородных ионов. Однако, как показала в дальнейшем проверка значений pH в культурах после вегетации (см.

стр. 87 и табл. 11), способность эта может быть в значительной мере парализована, повидимому, прижизненными выделениями водорослей, которые нарушают буферную систему, связывая или разлагая те или иные активные вещества. Впрочем, делать в этом отношении какие-либо окончательные заключения можно лишь после постановки специальных опытов.

В качестве твердой питательной среды применялся агар, к которому до его застывания прибавлялся раствор Данилова. Приготовлялась среда следующим образом. Навеска в 20 г сухого агара в течение трех суток промывалась под струей водопроводной воды. Затем следовала троекратная промывка дважды перегнанной дестиллированной водой, после чего агар помещался в коническую колбу, куда наливалось 750 см ^{3} дестиллированной (дважды перегнанной) воды. Колба помещалась в водяную баню, в которой находилась до полного расплавления агара (около двух часов). После расплавления агар в горячем состоянии фильтровался через ватный фильтр. Затем в колбу добавлялось 250 см ^{3} предварительно приготовленного раствора Данилова (см. выше), после чего агар снова разогревался (но не до кипения!) в водяной бане и в горячем виде разливался по колбам (по 50 см ^{3}).

Все колбы как с жидкой, так и с агаровой средой закупоривались ватными пробками, а поверх пробок обвертывались пергаментной бумагой и плотно обвязывались бечевкой. Затем колбы стерилизовались в автоклаве в течение 15 минут при давлении в 2 атмосферы (такие условия соответствуют приблизительно температуре 120—121° при нормальном давлении).

В колбах с жидкой средой второй серии культур после их стерилизации и охлаждения была произведена подгонка pH к такому его значению, которое соответствовало бы pH материала, подлежащего засеву в эти колбы. Смещение pH в кислую сторону достигалось путем добавления в колбу стерильной пипеткой определенного числа капель (установленного на нескольких, специально для этой цели заготовленных резервных колбах) 0.1 нормального раствора соляной кислоты (HCl). Для смещения pH в щелочную сторону был использован 1%-й раствор соды ($NaHCO_3$). Таким образом был получен ряд значений pH от 4.05 до 6.46 (при первоначальном pH раствора, равном 5.82), что позволило приблизить условия культур в отношении концентрации водородных ионов к естественным условиям субстратов, с которыми водоросли были связаны в природе.

Перед посевом в колбы материал моховых и почвенных проб тщательно измельчался. Мхи разрезались на мелкие части стерильными ножницами (при этом мхи из конвертов не вынимались: конверт лишь приоткрывался, и разрезание производилось внутри его). Почвенные пробы измельчались путем раздавливания комков фарфоровым пестиком (также в полуоткрытом конверте). Пестик перед употреблением каждый раз обмывался водой, вытирался насухо, обтирался спиртом и прожигался в пламени спиртовой горелки.

Посев производился с соблюдением обычных правил микробиологической техники. Колбы выставлялись на свет перед окном северной экспозиции.

Просмотр культур производился по мере появления признаков вегетации, которые становились хорошо заметными в большинстве случаев лишь по истечении полутора-двух месяцев после постановки культур.[1]

---

[1] Первая серия культур просматривалась с 23 V по 29 X 1947, вторая — с 16 IX по 8 XII 1948.

Для извлечения водорослей из колб применялась платиновая проволока, прокаливавшаяся в каждом отдельном случае в пламени спиртовой горелки.

Определение зеленых, желтозеленых и синезеленых водорослей велось по препаратам, содержащим живой материал. Для определения же диатомовых водорослей приходилось прибегать к изготовлению особых препаратов. Живой материал, полученный из культур или в виде выжимки из дерновин мхов, прокаливался на электрической плитке или проваривался в концентрированной серной кислоте до возможно более полного сгорания органического вещества. Материал почвенных образцов обрабатывался, кроме того, также методом отмучивания, который заключается в следующем. Одна столовая ложка почвы помещается в химический стакан, куда затем наливается 0.5 л дестиллированной воды. Стакан встряхивается в продолжении 5 минут, после чего жидкости дают отстояться в течение 1 минуты. За это время наиболее крупные, тяжелые частицы почвы оседают на дно. После этого вода с более мелкими взвешенными в ней частицами, среди которых содержатся также и створки диатомовых, сливается в стакан с коническим дном. В этом стакане она отстаивается одни сутки. По прошествии этого срока вода отсасывается сифоном, а оставшийся на дне осадок путем взятия пипеткой небольших порций с его поверхности и из глубоких слоев используется для приготовления препаратов.

Как прокаленный и проваренный, так и отмученный материал в дальнейшем заключался в специальную среду Кольбе-Вислоуха, составленную из четырех частей пиперина и одной части канифоли.

В результате определения, список выявленных во всех пробах водорослей содержит 121 название видов, разновидностей и форм. По отдельным типам в это число входят 14 синезеленых (Cyanophyta), 39 зеленых (Chlorophyta), 7 желтозеленых (Xanthophyta) и 61 диатомовых (Bacillariophyta) водорослей.

Для работы применялись микроскопы завода «Прогресс»: биологический М-9 и дорожный МИБ-3. При зарисовках использовался рисовальный аппарат завода «Прогресс» типа Аббе РА-1.

ОПИСАНИЕ РАСТИТЕЛЬНЫХ АССОЦИАЦИЙ

Растительные ассоциации, в которых проводились альгологические исследования, расположены в южной части Всеволожского района Ленинградской области, в 2—3 км к северо-востоку от правого берега р. Невы. Местность представляет собой плоскую низменность, тянущуюся от Колтушских высот к р. Неве и имеющую едва заметный уклон в направлении с севера на юг (Благовидов, 1946). В районе работ низменность на расстоянии около 500 м от берега р. Невы прорезается неглубокой долиной речки Черной, которая течет здесь на некотором протяжении почти параллельно р. Неве и затем в нее впадает. Перпендикулярно долине речки Черной местность пересекают долины нескольких, впадающих в речку Черную, ручьев. Эти долины, представляющие собой широкие, с пологими склонами понижения, заросшие луговой растительностью, характеризуют мезорельеф района. Русла ручьев, протекающих на их дне, не выражены, вода течет среди сплошных зарослей гигрофитов, которые нередко (в особенности во вторую половину лета, когда ручьи обычно пересыхают) служат единственным доказательством существования на дне долины тока воды. Речка Черная и ручьи, несомненно, играют известную дренирующую роль для местности в целом, но непосредственного влияния

на участки, на которых проводилась работа, они не имеют, хотя бы уже в силу значительной отдаленности последних. Территория участков характеризуется высоким стоянием грунтовых вод и весьма слабым стоком, что, по свидетельству Н. Л. Благовидова (1946), имеет своей причиной залегание всего на глубине 1—2 м водоупорных глин, а также ничтожный общий уклон местности. Влияние осушительных канав, проложенных, очевидно, сравнительно недавно, вследствие их запущенности в настоящее время едва ли сказывается.

Описания ассоциаций, выбор которых был произведен на основании соображений, изложенных в предыдущем разделе, сделаны с учетом всех автотрофных растений.

Piceetum myrtilloso-caricoso-hylocomiosum

Ассоциация занимает площадь около 500 м², по которой и произведено настоящее описание.

В недалеком прошлом данная территория, очевидно, была занята довольно мощным древостоем, о чем свидетельствуют сохранившиеся отдельные старые деревья первого полога, а также наличие на участке крупных пней, на одном из которых, имеющем 54 см в диаметре, можно насчитать 112 годичных колец. Судя по небольшому количеству пней и их сравнительно хорошей сохранности (лишь немногие из них затронуты гниением), можно предположить, что умеренная вырубка, не нарушившая коренным образом жизни фитоценоза, произведена была здесь лет 20—30 тому назад.

В настоящее время древесный ярус морфологически расчленяется следующим образом:

1-й полог — *Picea excelsa* (одно дерево) и *Betula pubescens* (одно дерево); высота 24 м; возраст 65—70 лет;

2-й полог — 80% *Picea excelsa*, 20% *Betula pubescens*; высота 17—19 м; возраст 45—50 лет; сомкнутость крон 0.2;

3-й полог — 100% *Picea excelsa*; высота 11 м; возраст 35—40 лет; сомкнутость крон 0.3;

4-й полог — 100% *Picea excelsa*; высота 4—7 м; возраст 35—40 лет; сомкнутость крон 0.1; много сухостоя.

Несмотря на незначительную сомкнутость крон отдельных пологов, общая сомкнутость крон всего древесного яруса все-таки не меньше, чем 0.5, что при средней высоте их прикрепления около 5 м создает довольно сильное затенение почвы.

Хорошо выраженный микрорельеф участка составлен приствольными и припневыми кочками (высотой до 50 см), имеющими полого конусовидную форму и образованными в основном мхом *Entodon Schreberi* с примешанным к нему кое-где *Hylocomium proliferum*. Понижения заняты сфагнами.

Подрост, имеющий как порослевое, так и семенное происхождение, представлен следующими видами: 50% *Betula pubescens*, 25% *Picea excelsa*, 15% *Sorbus aucuparia*, 10% *Pinus silvestris*, *Salix caprea*, *Quercus robur*. Высота 0.05—1.5 м. Возраст 2—20 лет. Общая сомкнутость 0.1. Среди ели много сухостоя, однако наиболее угнетенной является сосна. Наивысшую оценку обилия ($cop._2$) имеют самые молодые деревца в среднем пятилетнего возраста, достигающие до полуметра высоты.

Имеется большое количество всходов ели и березы. Интересно отметить присутствие в подросте единичных экземпляров дуба (*Quercus robur*), правда, несколько угнетенных. Самый крупный из них достигает 42 см

высоты и имеет возраст 6—7 лет. Факт нахождения здесь дуба указывает на относительную добротность и дренированность почвы, которая, повидимому, является вполне подходящей для произрастания этой породы. Подтверждением этому могут служить также молодые дубки до 1.5 м высотой, довольно часто встречающиеся на прилегающих к описываемой ассоциации более осветленных участках.

Кустарниковый ярус выражен слабо. В его состав входят: *Salix aurita* (один экземпляр); высота 2 м; *Rhamnus frangula* (несколько экземпляров); высота 0.2—0.5 м. Общее проективное покрытие меньше 10%.

Травяно-кустарничковый ярус, составленный в основном из аборигенов умеренно влажных еловых лесов (см. табл. 1), несет на себе влияние осветления леса, явившегося результатом вырубки. Он чрезвычайно разрежен, и поэтому участие его в покрытии почвы совершенно ничтожно.

Таблица 1

Состав травяно-кустарничкового яруса в ассоциации Piceetum myrtilloso-caricoso-hylocomiosum

Названия растений	Подъярус	Высота (см)	Обилие
Deschampsia flexuosa	1	50	cop.$_1$
Calamagrostis sp.	1	50	sp.
Dryopteris spinulosa	1	50	sp.
Equisetum silvaticum	1	30	cop.$_1$
Trientalis europaea	3	20	cop.$_1$
Majanthemum bifolium	3	10	sp.
Vaccinium vitis idaea	2	30	cop.$_1$
Vaccinium myrtillus	2	30	cop.$_1$
Melampyrum pratense	2	30	sp.
Chamaenerium angustifolium	1	20	sol.
Carex globularis	2	30	cop.$_1$

Повидимому, до того, как была произведена вырубка, в травяно-кустарничковом ярусе здесь господствовала черника, и данная территория была занята, таким образом, типичным ельником-черничником (Piceetum myrtillosum). Вырубка же, помимо того, что она повлияла видоизменяющим образом на травяно-кустарничковый ярус, очевидно, обусловила также увеличение влажности почвы, что в свою очередь положило начало более широкому распространению мхов.

Хорошо развитый моховой покров, придающий в настоящее время характерные физиономические черты ассоциации, образован следующими видами (цифры означают покрытие почвы в %):[1]

Entodon Schreberi	40
Dicranum scoparium	5
Dicranum undulatum	5
Hylocomium proliferum	Меньше 5
Aulacomnium palustre	Меньше 5
Ceratodon purpureus	Меньше 5
Pohlia nutans	Меньше 5
Polytrichum commune	10
Sphagnum Girgensohnii *Sphagnum amblyphyllum*	} 20
Sphagnum centrale	10

[1] Мхи *Ceratodon purpureus*, *Pohlia nutans*, а также упоминаемые в последующем изложении *Amblystegium riparium* и *Brachythecium salebrosum*, определены И. И. Абрамовым, за что приношу ему искреннюю благодарность.

Бросаются в глаза темнозеленые подушки *Entodon Schreberi* и пятна занимающих главным образом понижения сфагнов. Общее покрытие почвы мхами 90%, из которых 60% приходится на зеленые мхи, а 30% — на сфагновые. Из отдельных видов преобладающим является *Entodon Schreberi*. На второе место следует поставить сфагновые мхи. *Sphagnum amblyphyllum* и *Sphagnum Girgensohnii* во многих местах участка образуют смешанные дерновины, поэтому при выведении количественных показателей практически их приходилось учитывать вместе. *Polytrichum commune* покрывает весьма незначительную часть площади (не более 10%), причем чаще всего он в виде отдельных экземпляров вкраплен в дерновины сфагна. Остальные виды — *Hylocomium proliferum*, *Aulacomnium palustre*, *Ceratodon purpureus*, *Pohlia nutans* — представлены в очень небольшом количестве и не играют существенной роли.

Кроме того, в этом ярусе имеются печеночники, занимающие немногие, оставшиеся обнаженными участки почвы (*Blasia pusilla*[1]) и лежащие на ней полусгнившие ветви и стволы деревьев (*Lophocolea heterophylla*). При этом *Lophocolea heterophylla* имеет угнетенный вид. То же можно сказать и о единственном встреченном здесь напочвенном лишайнике *Peltigera aphthosa*, который представлен лишь несколькими, довольно сильно подсохшими слоевищами с завернутыми вверх краями.

К этому же ярусу следует относить и протонему, в изобилии встречающуюся в подстилке.

Ярус микрофлоры изучен только в отношении водорослей.

Описание почвенного разреза, состав водорослей и распределение их в толще почвы представлены в табл. 2.

Бросающаяся в глаза «переходность» некоторых почвенных горизонтов обусловлена, повидимому, приостановкой в настоящее время (возможно вследствие улучшения дренажа) процесса заболачивания, который ранее, очевидно, протекал здесь более интенсивно.

Почвенные воды («верховодка») в 1946 г. не обнаружены до глубины 60 см, а в 1947 г. выступили на глубине 50 см.

В общем почву можно охарактеризовать как слабо подзолистую с признаками сезонного оглеения.

На основании исследования почвенного разреза установлено присутствие водорослей в толще почвы от поверхности до горизонта вымывания A_2, залегающего на глубине 22—30 см. Наибольшая глубина, на которой еще встречаются водоросли, составляет 25 см. По мере удаления от поверхности общее количество их резко убывает.

Водоросли в почве представлены 39 видами и разновидностями, из которых наиболее значительное место занимают зеленые, составляющие 20 видов. Представители других типов распределяются так: диатомовых 15, желтозеленых 2, синезеленых 2.

Внеярусная растительность древесных стволов представлена лишайником *Parmelia physodes*,[2] покрывающим главным образом сухие ветви елей, и двумя видами водорослей — *Trentepohlia odorata* и *Pleurococcus Naegelii*. Первый из них встречается преимущественно на стволах старых берез, а второй, в виде темнозеленого крупичатого налета, покрывает более или менее равномерно стволы деревьев по всей окружности, отличаясь, однако, на южной стороне в среднем более мелкими клетками.

---

[1] Все печеночники определены К. И. Ладыженской, за что выражаю ей свою искреннюю признательность.

[2] Лишайники, относящиеся к родам *Cladonia*, *Parmelia* и *Variolaria*, определены К. А. Рассадиной, за что приношу ей искреннюю благодарность.

Водоросли, населяющие дерновины мхов, должны быть тоже отнесены к внеярусной растительности. Число видов их достигает здесь 48 (табл. 3). Из этого количества 28 видов являются общими для мхов и для почвы. Виды, найденные исключительно на мхах, почти наполовину должны быть признаны видами заносными, не являющимися характер-

Таб

Почвенный разрез и распределение водорослей по почвенным го

Почва				Во	
горизонт	глубина залегания (см)	краткая характеристика горизонта	глубина взятия пробы (см)	синезеленые	количество
A_0	0—3	Лесная подстилка, состоящая из полуразложившихся остатков хвои, листьев, кусочков ветвей, обильно опутанных гифами грибов и плотно облегающих нижние (часто мертвые) части мхов. pH 5.0.	0—3	Microcystis pulverea.	1
A_0—A_1	4—9	Черный, сложенный сильнее разложившимися растительными остатками, несколько более плотный, слегка мажущийся, пронизанный корнями. pH 3.5—3.92.	4—8	Microcystis pulverea, Anabaena minutissima?	2
A_1—A_2	10—21	Серый, легкосуглинистый; граница с нижележащим горизонтом слегка смазана. pH 4.46.	18		—
A_2G	22—30	Серовато-коричневый, легкосуглинистый, сильно песчанистый. pH 5.3.	25		—
BG	31—50 и глубже	Светлосерый, среднесуглинистый, с ржавыми потеками. pH 5.6.	45		—

ными для воздушных местообитаний (например, *Melosira ambigua*, *Cyclotella Kützingiana*, *Tabellaria fenestrata*, *Anomoeoneis serians* и др.). Обнаружены они на мхах лишь в виде единичных экземпляров. Остальные виды в большинстве своем должны быть отнесены к представителям почвенной флоры (что, отчасти, может быть подтверждено также и литературными

лица 2

ризонтам в ассоциации Piceetum myrtilloso-caricoso-hylocomiosum

д о р о с л и

зеленые	количество	желтозеленые	количество	диатомовые	количество	общее количество
Chlamydomonas globosa?, Chlamydomonas intermedia?, Chlamydomonas oblongella, Chlorococcum infusionum, Chlorococcum humicola, Coccomyxa dispar, Coccomyxa solorinae, Chlorella vulgaris, Chlorella terricola, Chlorella ellipsoidea, Hormidium dissectum, Hormidium nitens, Stichococcus minor, Stichococcus bacillaris, Stichococcus variabilis? Pleurastrum terrestre.	16	Botrydiopsis arhiza.	1	Eunotia exigua, Eunotia praerupta, Eunotia sp., Frustulia rhomboides var. saxonica, Pinnularia subcapitata var. sublanceolata, Pinnularia lata var.?, Pinnularia subsolaris, Pinnularia borealis, Epithemia zebra var. porcellus, Hantzschia amphioxys.	10	28
Chlamydomonas intermedia? Chlamydomonas oblongella, Chlorococcum humicola, Dictyococcus irregularis, Coccomyxa dispar, Coccomyxa solorinae, Chlorella vulgaris, Chlorella terricola, Hormidium nitens, Gloeotila protogenita?, Stichococcus variabilis?	11	Botrydiopsis arhiza.	1	Eunotia exigua, Eunotia fallax, Navicula menisculus, Hantzschia amphioxys.	4	18
Chlamydomonas intermedia? Chlamydomonas Peterfii, Chamydomonas oblongella, Chlorococcum humicola, Ulothrix variabilis.	5		—	Eunotia praerupta, Eunotia exigua, Eunotia fallax, Eunotia valida, Eunotia lunaris, Pinnularia microstauron.	6	11
Chlamydomonas intermedia? Chlamydomonas Peterfii, Chlamydomonas oblongella, Chlorella vulgaris, Ulothrix variabilis.	5	Bumilleriopsis Peterseniana.	1		—	6
	—		—		—	

Таблица 3

Распределение водорослей в дерновинах мхов
(ассоциация Piceetum myrtilloso-caricoso-hylocomiosum)

Водоросли	Мхи										
	верхние части дерновин						нижние части дерновин				
	Entodon Schreberi	*Dicranum undulatum*	*Hylocomium proliferum*	*Polytrichum commune*	*Sphagnum amblyphyllum*	*Sphagnum centrale*	*Entodon Schreberi*	*Dicranum undulatum*	*Polytrichum commune*	*Sphagnum amblyphyllum*	*Sphagnum centrale*
Синезеленые											
1. *Microcystis pulverea*		+	+	+	+		+	+	+	+	+
2. *Anabaena variabilis*		+	+								
Зеленые											
3. *Chlamydomonas globosa?*	+						+	+			
4. *Chlamydomonas intermedia?*	+		+	+		+		+	+		+
5. *Chlamydomonas oblongella*			+			+		+			+
6. *Chlorococcum infusionum*									+	+	
7. *Chlorococcum humicola*	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
8. *Dictyococcus irregularis*											+
9. *Coccomyxa dispar*				+				+			
10. *Coccomyxa solorinae*	+	+	+	+	+		+	+	+	+	+
11. *Chlorella vulgaris*	+	+	+	+		+	+	+	+	+	+
12. *Chlorella terricola*	+								+		
13. *Chlorella ellipsoidea*					+		+	+			+
14. *Ulothrix variabilis*	+										
15. *Hormidium dissectum*			+				+		+		
16. *Hormidium nitens*	+			+	+	+				+	+
17. *Hormidium flaccidum*	+		+								
18. *Stichococcus minor*				+				+	+		
19. *Stichococcus bacillaris*			+				+			+	
20. *Stichococcus variabilis?*									+	+	+
21. *Leptosira mediciana*						+					+
22. *Pleurastrum terrestre*		+	+				+	+	+	+	
Желтозеленые											
23. *Botrydiopsis arhiza*				+			+			+	
Диатомовые											
24. *Melosira ambigua*		+									
25. *Cyclotella Kützingiana* v. *Schumannii*			+								
26. *Tabellaria fenestrata*	+										
27. *Tabellaria flocculosa*		+									
28. *Eunotia praerupta*		+				+			+		
29. *Eunotia exigua*		+	+	+	+				+	+	+
30. *Eunotia exigua* v. *compacta*						+					+
31. *Eunotia valida?*					+						
32. *Eunotia* sp.									+		
33. *Frustulia rhomboides* v. *saxonica*		+	+			+				+	
34. *Stauroneis Borrichii* v. *subcapitata*		+				+					
35. *Anomoeoneis serians*		+									
36. *Navicula mutica*											+
37. *Navicula* sp.			+			+					+

Таблица 3 (*продолжение*)

Водоросли	Мхи										
	верхние части дерновин						нижние части дерновин				
	Entodon Schreberi	*Dicranum undulatum*	*Hylocomium proliferum*	*Polytrichum commune*	*Sphagnum amblyphyllum*	*Sphagnum centrale*	*Entodon Schreberi*	*Dicranum undulatum*	*Polytrichum commune*	*Sphagnum amblyphyllum*	*Sphagnum centrale*
38. *Pinnularia subcapitata*		+	+								
39. *Pinnularia subcapitata* v. *sublanceolata*									+		+
40. *Pinnularia interrupta* f. *minor*					+						+
41. *Pinnularia microstauron*											+
42. *Pinnularia microstauron* v. *Brebissonii* f. *diminuta*			+								
43. *Pinnularia subsolaris*										+	
44. *Pinnularia lata* var.?									+		
45. *Pinnularia borealis*			+		+	+			+	+	+
46. *Cymbella cuspidata*											+
47. *Epithemia zebra* v. *porcellus*										+	
48. *Hantzschia amphioxys*		+			+	+				+	+
Всего	10	15	18	10	10	13	10	11	17	16	21

данными), которые в силу каких-то причин не развились в почве описанного леса, однако были встречены в других исследованных нами почвах (таковы, например, *Anabaena variabilis*, *Hormidium flaccidum*, *Navicula mutica* и др.).

В общем флора данной ассоциации елового леса содержит 57 видов, разновидностей и форм водорослей, которые по отдельным типам распределяются следующим образом: синезеленых 3, зеленых 24, желтозеленых 2, диатомовых 28.

Pinetum mixto-vaccinioso-sphagnosum

Описание ассоциации произведено по пробной площади в 400 м².

Данный лес, занимающий в настоящее время площадь около 5000 м², претерпел на протяжении последних двух-трех десятилетий своей жизни процесс сильного заболачивания, который, очевидно, явился следствием прошедшего здесь незадолго до этого верхового пожара, уничтожившего коренное насаждение. Об этом можно заключить, в частности, на основании такого признака, как содержание угля в почвенном горизонте A_1. Начавшийся затем процесс заболачивания, естественно, привел к появлению типичных для сфагновых болот представителей высших растений, которые присутствуют в травянистом покрове леса и в настоящее время.

Заболачивание отрицательно сказалось на росте деревьев, вызвав его замедление. Существование в недалеком прошлом неблагоприятных для жизни древостоя условий можно установить, если имеющиеся на участке пни, спиленные недавно, сравнить со старыми, уже почти разрушившимися от времени. Первые, как показали наблюдения, имеют от 61 до 78 годичных колец, из которых наружные 9—16 чрезвычайно

узки и расположены так тесно, что границы между ними едва различимы. Старые же полусгнившие пни, с более или менее сохранившейся поверхностью спила, имеют около 50 нормально развитых годичных колец.

Однако угнетенное состояние сфагновых мхов и многих других болотных растений (например, на участке попадаются совершенно высохшие экземпляры *Ledum palustre* и *Phragmites communis*), общая сухость мохового покрова и буйное развитие подроста заставляют думать, что в настоящее время процесс заболачивания сильно замедлился, если не прекратился совсем. Некоторую роль в замедлении заболачивания, возможно, сыграли осушительные канавы, проходящие вблизи границ описываемой ассоциации с запада, севера и востока. Дренирующую роль, несомненно, можно приписать возникшей во время войны от разрыва авиабомбы воронке диаметром около 12 м и глубиной более 2 м, в которой образовался постоянный водоем, заросший типичными гидрофитами.

В настоящее время древесный ярус состоит исключительно из сосны (*Pinus silvestris*), представленной прямоствольными, примерно одновозрастными деревьями, имеющими диаметр в среднем около 20 см и не менее чем наполовину своей высоты очищенными от сучьев. Ясно можно заметить два полога:

1-й полог — высота 22—25 м, возраст 60—75 лет, сомкнутость крон 0.3, высота прикрепления крон 13 м;

2-й полог (несколько деревьев) — высота 14—15 м, возраст около 60 лет, высота прикрепления крон 11 м.

Общая сомкнутость крон не более 0.4.

Подрост составляет три хорошо выраженных полога:

1-й полог — 50% *Betula verrucosa*, 40% *Betula pubescens*, 10% *Populus tremula*, *Salix caprea*; высота 1.5—2.5 м; возраст 5—10 лет; обилие $cop._1$; сомкнутость крон 0.2;

2-й полог — 80% *Betula pubescens*, 20% *Betula verrucosa*, *Picea excelsa*, *Pinus silvestris*, *Sorbus aucuparia* (одно деревцо); высота 1—1.5 м; возраст 5—14 лет; обилие $cop._2$; сомкнутость крон 0.2;

3-й полог — 80% *Betula pubescens*, 10% *Picea excelsa*, 10% *Pinus silvestris*, *Populus tremula*; высота 0.2—0.7 м; возраст 3—10 лет; обилие $cop._1$; сомкнутость крон меньше 0.1.

Общая сомкнутость крон подроста 0.3.

На фоне в общем хорошего состояния подроста наиболее угнетенными кажутся осина и рябина. Наличие во втором пологе подроста деревьев, более старых по возрасту, чем в первом, может служить еще одним доказательством существования неблагоприятного периода в жизни данного леса.

Кустарниковый ярус представлен только несколькими экземплярами *Salix aurita*, имеющими высоту 0.5—1 м.

Травяно-кустарничковый ярус характеризуется господством кустарничков, среди которых явно угнетенными выглядят некоторые из обычных обитателей сфагновых болот. Видовой состав травяно-кустарничкового яруса и процент покрытия им почвы, который весьма значителен, отражены в табл. 4.

Мхи несомненно играют главнейшую роль в напочвенном покрове. Они затягивают почву сплошным ковром, создавая хорошо выраженный кочковатый микрорельеф. Кочки, большая часть из которых является приствольными и припневыми, имеют высоту до 0.5 м и пологие склоны. Их вершины, а во многих случаях и склоны, сложены в основном зелеными мхами, из которых прежде всего выделяется *Entodon Schreberi*. Пониже-

Таблица 4

Состав травяно-кустарничкового яруса в ассоциации Pinetum mixto-vaccinioso-sphagnosum

Название растений	Подъярус	Высота (см)	Обилие	Проективное покрытие (%)
Phragmites communis . . .	1	70	sol.	Меньше 10
Vaccinium myrtillus . . .	2	25	$cop._2$	40
Vaccinium vitis idaea . . .	2	25	$cop._2$	40
Vaccinium uliginosum . . .	1	40	sp.	10
Ledum palustre	1	50	$cop._1$	20
Lyonia calyculata	1	40	sol.	Меньше 10
Calluna vulgaris	2	30	sol.	Меньше 10
Melampyrum pratense . . .	2	30	sp.	Меньше 10
Eriophorum vaginatum . .	1	60	sol.	Меньше 10
Carex globularis	2	30	$cop._2$	Меньше 10

ния, которые занимают бóльшую часть площади (около 70%), заняты сфагновыми мхами, главным образом *Sphagnum acutifolium*. Кое-где сфагнум растет также на склонах кочек, но там он имеет наиболее угнетенный вид. Местами к сфагновым мхам примешиваются *Polytrichum strictum* и *Aulacomnium palustre*. Последний встречается лишь в виде отдельных полувысохших экземпляров и нигде не образует чистых дерновин.

Моховой покров представлен следующими видами (цифры означают покрытие почвы в %):

Entodon Schrebreri	20
Dicranum undulatum	Меньше 5
Aulacomnium palustre	Меньше 5
Pohlia nutans	Меньше 5
Polytrichum commune	10
Polytrichum strictum	Меньше 5
Sphagnum acutifolium	60
Sphagnum magellanicum	10

На кусках гнилой древесины, местами выступающих из мха, в небольшом количестве встречаются лишайники *Cladonia fimbriata* var. *simplex* и *Cladonia* sp.

Ярус микрофлоры в данной ассоциации чрезвычайно трудно морфологически отграничить от мохово-лишайникового яруса. Восемнадцатисантиметровой слой торфа, составляющий верхний горизонт почвы, тесно сливается с нижними частями образовавшего его сфагна. Границу между нижними, вполне омертвевшими, и верхними, живыми, частями сфагна провести вполне точно тоже почти невозможно. Таким образом, здесь ярус почвенной микрофлоры постепенно переходит во внеярусную растительность, составленную микроорганизмами, обитающими на листьях и стеблях живых мхов. Если учесть, что как в почве, так и на мхах встречаются организмы, способные к активному движению (например, некоторые диатомовые, хламидомонады), то приходится признать, что такой грани не существует.

Однако для удобства дальнейшего изложения за верхнюю границу горизонта А была принята линия, ниже которой стебли и листья сфагнов теряют последние следы зеленой окраски. От этой линии и был произведен отсчет глубин залегания отдельных почвенных горизонтов.

Таб

Почвенный разрез и распределение водорослей по почвенным го

Почва				Во	
горизонт	глубина залегания (см)	краткая характеристика горизонта	глубина взятия пробы (см)	Синезеленые	количество
A_0	0—13	Серо-желтый, слаборазложившийся сфагновый торф, пронизанный корнями; постепенно переходит в нижележащую прослойку. pH 4.05—4.5.	10	Microcystis pulverea.	1
A_0	14—18	Бурый, среднеразложившийся торф, почти без сфагна, пронизанный корнями. pH 4.0.	15		—
A_1	19—22	Черный, мажущийся, гумусовый, с примесью угля и единично встречающимися более крупными угольками. pH 4.24.	20		—
A_2	23—35	Супесчаный коричневато-серый, с ржавыми пятнами и белесоватыми вкраплениями, отграниченный от вышележащего горизонта неясно выраженной тонкой (1—2 см) белесой прослойкой. pH 5.22.	24		—
B	36—45 и глубже	Супесчаный, кофейного цвета. pH 5.11.	40		—

лица 5
ризонтам в ассоциации Pinetum mixto-vaccinioso-sphagnosum

доросли

зеленые	количество	желтозеленые	количество	диатомовые	количество	общее количество
Chlamydomonas Peterfii, Chlamydomonas Snowiae, Chlamydomonas oblongella, Chlorococcum humicola, Dictyococcus irregularis, Chlorochytrium paradoxum, Coccomyxa dispar, Chlorella vulgaris, Chlorella terricola, Ankistrodesmus convolutus, Ankistrodesmus convolutus var. minutum, Stichococcus bacillaris, Leptosira mediciana.	13		—	Tabellaria flocculosa, Eunotia tenella, Eunotia exigua, Eunotia lunaris, Frustulia rhomboides var. saxonica, Pinnularia interrupta f. minor, Pinnularia borealis, Cymbella gracilis, Hantzschia amphioxys, Nitzschia palea.	10	24
Chlamydomonas intermedia? Chlamydomonas Peterfii, Chlamydomonas Snowiae, Chlamydomonas oblongella, Chlorococcum humicola, Coccomyxa dispar, Ankistrodesmus convolutus, Ankistrodesmus convolutus var. minutum, Hormidium nitens, Gloeotila protogenita?, Stichococcus bacillaris, Leptosira mediciana.	12	Chloridella neglecta.	1	Eunotia exigua.	1	14
Chlamydomonas oblongella, Chlorochytrium paradoxum, Ulothrix variabalis, Hormidium nitens.	4		—	Tabellaria flocculosa, Eunotia praerupta, Eunotia tenella, Eunotia exigua, Eunotia pectinalis var. minor, Eunotia lunaris, Neidium affine f. hercynica, Neidium affine var. longiceps, Stauroneis sp., Pinnularia subcapitata, Pinnularia microstauron, Pinnularia microstauron var. ambigua, Pinnularia borealis, Pinnularia brevicostata, Pinnularia viridis var. sudetica, Cymbella perpusilla, Hantzschia amphioxys.	17	21
Chlamydomonas Peterfii, Chlamydomonas oblongella.	2		—	Eunotia praerupta, Eunotia exigua, Eunotia pectinalis var. minor?, Eunotia lunaris, Navicula mutica, Pinnularia microstauron, Pinnularia borealis, Hantzschia amphioxys.	8	10
	—		—		—	

Прежде чем приступить к рассмотрению флоры водорослей, входящих в состав яруса почвенной микрофлоры, необходимо заметить, что хотя высокий редкий древостой с высоко прикрепленными негустыми кронами пропускает под свой полог большое количество света, однако расположенный ниже полог подроста, сложенный в тому же преимущественно лиственными породами, вместе с пологом кустарничков значительно ослабляют его действие на почву. Затенение особенно заметно на вершинах и склонах кочек, где главным образом группируются кустарнички, а также вблизи порослевых гнезд березы. Это обстоятельство должно предостеречь от преувеличений, возможных при оценке светового довольствия водорослей, обитающих в нижних ярусах.

Описание почвенного разреза и распределение водорослей по почвенным горизонтам представлено в табл. 5.

Почвенные воды («верховодка») в 1946 г. не были обнаружены на глубине 50 см, а в 1947 г. выступили на глубине 45 см.

В общем почву можно охарактеризовать как торфянисто-подзолисто-глеевую.

Как и в описанной выше ассоциации елового леса, водоросли распространены в толще почвы до горизонта A_2 и примерно до такой же глубины (24 см). Увеличение количества водорослей на глубине от 15 до 20 см нельзя истолковывать как нарушение общей тенденции уменьшения их количества по мере погружения в толщу почвы. Здесь необходимо учитывать то обстоятельство, что данные для глубин 10 и 15 см относятся к генетически одному и тому же горизонту A_0. Общее число видов для этого горизонта, как это нетрудно подсчитать, составляет 28, т. е. на 7 видов превышает количество водорослей, встреченных в горизонте A_1 на глубине 20 см. Таким образом, по мере продвижения вглубь по отдельным почвенным горизонтам количество видов постепенно убывает. Колебание же количеств водорослей в пределах одного горизонта свидетельствует о наличии микростратификации, которая может быть обусловлена действием самых различных факторов.

Интересно отметить также, что начиная с горизонта A_1 преобладающими становятся диатомовые водоросли, а зеленые оказываются лишенными своего господствующего положения.

В общем почвенные водоросли представлены 41 видом, разновидностью и формой, из которых синезеленых 1, зеленых 17, желтозеленых 1 и диатомовых 22.

Из представителей внеярусной растительности особенно бросается в глаза накипной лишайник *Variolaria arborea*, в изобилии покрывающий стволы сосен. Толщина его светлосерого, а местами зеленовато-серого, налета наиболее велика на нижних частях стволов, в особенности на сторонах северной экспозиции. Части стволов, обращенные на юг, почти свободны от налета, а изредка встречающиеся пятна *Variolaria* имеют желтовато-серую окраску. На стволах можно обнаружить также единичные слоевища листоватого *Parmelia physodes*.

Кроме лишайников, на стволах деревьев были найдены водоросли, представленные следующими видами: *Synechococcus cedrorum*, *Aphanothece saxicola*, *Chlorella terricola*, *Coccomyxa solorinae* и *Pleurococcus Naegelii*. Первые три вида обитали только на соснах, *Coccomyxa solorinae* — только на стволах молодых берез (на высоте 15—20 см от поверхности мха), а *Pleurococcus Naegelii* встречался и на березах, и на соснах по всей окружности их стволов. Небольшие группы клеток *Pleurococcus Naegelii* были обнаружены даже на стеблях брусники, где (так же как и в некоторых случаях на стволах сосен) они находились в тесном контакте

Таблица 6

Распределение водорослей в дерновинах мхов (ассоциация Pinetum mixto-vaccinioso-sphagnosum)

Водоросли	Мхи						
	верхние части дерновин				нижние части дерновин		
	Entodon Schreberi	*Dicranum undulatum*	*Polytrichum commune*	*Sphagnum acutifolium*	*Entodon Schreberi*	*Polytrichum commune*	*Sphagnum acutifolium*
Синезеленые							
1. *Mycrocistis pulverea*	+	+	+	+	+	+	+
Зеленые							
2. *Chlamydomonas intermedia?*		+			+	+	
3. *Chlamydomonas Peterfii*				+			+
4. *Chlamydomonas Snowiae*				+			+
5. *Chlamydomonas oblongella*		+		+	+	+	+
6. *Chlorosphaera angulosa?*				+	+	+	
7. *Chlorococcum humicola*	+	+		+	+	+	+
8. *Dictyococcus irregularis*						+	+
9. *Chlorochytrium paradoxum*							+
10. *Coccomyxa dispar*				+			+
11. *Coccomyxa solorinae*	+	+	+	+	+	+	
12. *Chlorella vulgaris*	+	+	+	+	+	+	+
13. *Chlorella terricola*							+
14. *Ankistrodesmus falcatus* f. *terrestris*				+			
15. *Ankistrodesmus convolutus*							+
16. *Ankistrodesmus convolutus* v. *minutum*				+			+
17. *Keratococcus bicaudatus*		+		+			
18. *Hormidium dissectum*		+			+	+	
19. *Stichococcus minor*	+	+		+		+	
20. *Stichococcus bacillaris*							+
21. *Leptosira mediciana*	+				+		+
22. *Pleurastrum terrestre*				+			
Желтозеленые							
23. *Chloridella neglecta*				+			
24. *Botrydiopsis arhiza*	+		+				
Диатомовые							
25. *Melosira islandica*				+			
26. *Tabellaria flocculosa*							+
27. *Diatoma elongatum* f. *tenuis*					+		
28. *Eunotia tenella*						+	+
29. *Eunotia exigua*				+		+	+
30. *Eunotia lunaris*							+
31. *Achnanthes* sp.			+				
32. *Frustulia rhomboides* var. *saxonica*						+	+
33. *Pinnularia subcapitata*	+					+	
34. *Pinnularia subcapitata* var. *sublanceolata*				+			

Таблица 6 (*продолжение*)

Водоросли	Мхи						
	верхние части дерновин				нижние части дерновин		
	Entodon Schreberi	*Dicranum undulatum*	*Polytrichum commune*	*Sphagnum acutifolium*	*Entodon Schreberi*	*Polytrichum commune*	*Sphagnum acutifolium*
35. *Pinnularia interrupta* f. *minor*				+			+
36. *Pinnularia borealis*	+						+
37. *Pinnularia viridis* var. *rupestris*						+	
38. *Cymbella gracilis*							+
39. *Hantzschia amphioxys*	+						+
40. *Nitzschia palea*							+
Всего	10	9	5	19	10	15	24

с оплетающими их гифами грибов. Такие агрегации, по всей вероятности, представляют собой первые стадии образования лишайников.

В дерновинах мхов встречено 40 видов водорослей, причем, так же как и в ассоциации елового леса, по видовому составу они не представляют собой обособленной группы, а в большинстве своем являются либо обитателями почв, либо заносными водными формами. По отдельным типам они распределяются приблизительно в той же пропорции, в какой это имело место в еловом лесу.

Подобную же картину количественного распределения дает сравнение верхних и нижних частей дерновин (табл. 6).

Общее количество видов, разновидностей и форм водорослей, встреченных в данной ассоциации соснового леса (57), тоже вполне совпадает с таковым для описанной выше ассоциации Piceetum myrtilloso-caricoso-hylocomiosum. Это сходство распространяется также и на распределение их по типам (синезеленых 3, зеленых 25, желтозеленых 2, диатомовых 27). Около половины общего числа видов (31) являются общими для этих двух лесных ассоциаций.

Agrostidetum leontodontosum

Описание произведено по пробной площади размером в 160 м². В общем данная ассоциация занимает площадь около 4000 м². Отдельными, весьма значительными участками она вкраплена в другие луговые сообщества, которые господствуют здесь на значительном пространстве, перемежаясь с пахотными землями и разбрасанными всюду группами кустарников. На небольшом расстоянии к северу и западу расположен молодой ольховый лес.

Состав травяного яруса представлен в табл. 7.

Густой, сильно сомкнутый травостой создает почти сплошное, не менее чем на 90%, покрытие почвы. Многие виды, очевидно, постоянно представлены только в вегетативном состоянии (например, *Ranunculus repens*, *Achillea millefolium*; приблизительно одна треть особей *Leontodon autum-*

Таблица 7

Состав травяного яруса в ассоциации Agrostidetum leontodontosum

№ п. п.	Названия растений	Подъярус	Высота (см)	Обилие	Жизненность
1	*Deschampsia caespitosa*	1	90	sp.	3
2	*Phleum pratense*	1	80	sol.	2
3	*Agrostis canina*	2	60	$cop._3$	3
4	*Anthoxantum odoratum*	2	50	sol.	3
5	*Luzula pallescens*	2	40	sp.	3
6	*Equisetum silvaticum*	2	30	sp.	2
7	*Trifolium medium*	2	30	sol.	2
8	*Trifolium repens*	3	10	sp.	3
9	*Angelica silvestris*	1	10	sol.	1
10	*Lysimachia vulgaris*	1	20	sol.	2
11	*Chamaenerium angustifolium*	1	30	sol.	2
12	*Cirsium palustre*	1	20	sol.	2
13	*Hieracium umbellatum*	1	40	sol.	2
14	*Hieracium* sp.	3	10	sol.	2
15	*Ranunculus acer*	1	40	sol.	3
16	*Ranunculus repens*	2	10	$cop._1$	2
17	*Leucanthemum vulgare*	1	40	$cop._1$	2
18	*Ptarmica vulgaris*	1	50	$cop._1$	3
19	*Achillea millefolium*	2	5	sp.	1
20	*Leontodon autumnalis*	2	40	$cop._2$	3
21	*Gnaphalium silvaticum*	2	30	sp.	3
22	*Rumex acetosella*	2	30	sp.	2
23	*Campanula patula*	1	40	sol.	2
24	*Potentilla erecta*	3	15	$cop._1$	3
25	*Stellaria graminea*	3	10	sp.	3
26	*Cerastium caespitosum*	3	20	sp.	3
27	*Veronica scutellata*	3	15	sol.	3
28	*Veronica serpyllifolia*	3	5	sol.	3
29	*Odontites rubra*	3	20	sol.	3
30	*Plantago major*	3	5	sol.	1

nalis). В тех местах, где травостой несколько разрежен, можно заметить довольно значительное количество 3—5-летнего подроста *Alnus incana*, *Populus tremula*, *Betula pubescens*, *Salix caprea*, *Salix aurita*, *Salix nigricans*. Высота подроста от 5 до 40 см, общее проективное покрытие составляет не более 5% площади. Кроме подроста, отмечены также всходы ив, березы и даже сосны (1 экземпляр).

Луг, повидимому, не подвергался скашиванию, по крайней мере в течение двух лет. Об этом свидетельствует присутствие древесного подроста указанной высоты, а также наличие на поверхности почвы хотя и не толстого, но богатого мертвым органическим материалом слоя подстилки. Об этом говорит и то обстоятельство, что при посещении луга в сентябре был обнаружен вполне сохранившийся, высохший на корню, травостой.

Отсутствие косьбы при указанной густоте травостоя, естественно, способствовало снижению испарения влаги с поверхности почвы, что в свою очередь благоприятствовало развитию мхов и водорослей.

Из зеленых мхов, покрывавших в общем около 40% пробной площади, в ассоциации были встречены следующие виды (цифры означают покрытие почвы в %):

Amblystegium riparium	30
Rhytidiadelphus squarrosus	Меньше 5
Brachythecium salebrosum	Меньше 5
Catharinea undulata	10

Мхи почти всюду были прикрыты мертвыми остатками трав, составляющими подстилку, хотя кое-где произрастали и поверх последней. В этом отношении следует особо выделить *Amblystegium riparium*, который местами образовывал почти чистый войлочный покров.

Из печеночников в ассоциации в ничтожном количестве присутствовали *Blasia pusilla* (только в одном месте на маленьком участке обнаженной почвы) и *Scapania irrigua*.

Почвенный разрез и распределение водорослей по горизонтам представлены в табл. 8.

Почву можно охарактеризовать как дерново-подзолистую с признаками оглеения. В недалеком прошлом оглеение было, повидимому, выражено сильнее. В годы проведения работы почвенные воды не были обнаружены до глубины 50 см. Судя по изменению pH, показывающему уменьшение кислотности с возрастанием глубины, можно предположить, что на больших глубинах залегают карбонатные породы.[1]

Водоросли в почве обнаружены от поверхности до горизонта B, причем наибольшая глубина, на которой они были встречены, составляет 50 см. Наибольшее видовое разнообразие соответствует поверхности почвы, затем, по мере углубления, количество водорослей резко снижается. В верхней части горизонта B (на глубине 30 см) водоросли вовсе отсутствуют, однако вновь появляются в этом же горизонте несколько глубже (на глубине 50 см). Этот факт имеет большое значение для подтверждения существования микростратификации водорослей в почве, а также для доказательства того, что они здесь не являются организмами, лишь случайно «вмытыми» с поверхности (подробнее об этом см. стр. 77—78).

Общее число водорослей, встреченных в данной ассоциации, составляет 54 вида и разновидности, которые по отдельным типам распределяются так: синезеленых 9, зеленых 19, желтозеленых 7, диатомовых 19.

РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ВОДОРОСЛЕЙ В ФИТОЦЕНОЗАХ И ИХ ЭКОЛОГИЯ (С УЧЕТОМ ЛИТЕРАТУРНЫХ ДАННЫХ)

Приведенные выше данные свидетельствуют о том, что водоросли присутствуют во всех описанных ассоциациях. В зависимости от субстрата, с которым они связаны, их можно разделить на три группы: 1) водоросли, обитающие на стволах деревьев, 2) водоросли, населяющие дерновины мхов, и 3) почвенные водоросли, обитающие как на поверхности, так и в глубоких горизонтах почв. Из этих трех групп первые две входят в состав внеярусной растительности, последняя же, третья, группа является компонентом яруса микрофлоры.

Эти три группы не в одинаковой степени четко очерчены и не равноценны по своему значению в жизни фитоценоза.

Наименее ясно выражена группа водорослей, населяющих дерновины мхов. Как видно из приведенных данных, мхи населены почти

---

[1] Следует, однако, заметить, что Н. Л. Благовидов (1946, стр. 125) отрицает присутствие в этом районе карбонатных пород.

нацело теми же видами, которые встречаются в почвах. Даже сфагны, растущие в лесу, в этом отношении мало отличаются от прочих мхов. С другой стороны, во мхах легко задерживаются и, возможно, некоторое время вегетируют заносные формы: почти все гидрофильные водоросли, встреченные в лесу, были найдены именно в дерновинах мхов. Это подтверждается наблюдениями Н. И. Цешинской (1926), которые показывают, что виды водорослей, являющиеся случайно занесенными в ту или иную растительную группировку, могут достигать в таких, не свойственных им ценотических условиях значительного количественного развития. Справедливо замечая, что для выяснения приуроченности определенных видов водорослей к данной растительной группировке необходимы систематические многолетние наблюдения в течение целых вегетационных периодов, автор все же указывает, что, по ее наблюдениям, разница в составе водорослевого населения сфагновых и гипновых мхов остается всегда постоянной. Подобное же утверждение мы находим и у Н. М. Гайдукова (1926).

Данные настоящей работы не свидетельствуют в пользу этих утверждений. Такое расхождение результатов наблюдений, повидимому, объясняется тем, что наши данные относятся к мхам лесным, а Н. И. Цешинская и Н. М. Гайдуков имели дело с мхами болотными и даже водными. Весьма вероятно, что именно в условиях болот определенной моховой растительности может сопутствовать своя особая флора водорослей. Но так как далеко не все виды мхов могут произрастать на болотах, а болотные мхи в зависимости от типа болота могут быть резко различны по своему строению и биологии, то говорить о приуроченности водорослей к мхам вообще, очевидно, не имеет смысла. Следовательно, и термин «бриофильные водоросли» ни в коем случае нельзя понимать как символ комплекса экологически резко обособленных видов.

Водоросли, обитающие на стволах деревьев, несомненно представляют собой более характерную группу, хотя эта «характерность» в большей мере связана с расстоянием от уровня почвы, т. е., иными словами, с высотой, на которой поселились водоросли. По данным Эдлиха (Edlich, 1936, стр. 67), лишь на верхних частях стволов располагаются относительно гомогенные налеты водорослей, по направлению же к почве состав налетов становится все разнообразнее. Хотя в исследованных нами лесных ассоциациях наствольные налеты водорослей были развиты довольно слабо, тем не менее и здесь можно было подметить эту закономерность. Так, в сосновом лесу на стволах молодых берез на расстоянии 15—20 см от поверхности мохового ковра была встречена *Coccomyxa solorinae*, обычная обитательница почв и мхов. Даже на высоте 1 м на стволах сосен, где уже господствовал *Pleurococcus Naegelii*, была найдена типичная почвенная водоросль *Chlorella terricola*, хотя на этой высоте на стволах деревьев, как правило, присутствовали лишь характерные представители группы древесных эпифитов: в сосновом лесу — *Pleurococcus Naegelii* и *Synechococcus cedrorum*, а в еловом — *Pleurococcus Naegelii* и *Trentepohlia odorata*.

Эта группа водорослей, заключающая в себе небольшое число типичных аэрофилов, едва ли имеет большое значение в жизни фитоценозов. Незначительная и, пожалуй, единственная роль, которую могут играть налеты, образованные этими водорослями на стволах, заключается в предохранении коры стволов от намокания во время дождя (подробнее об этом см. стр. 74).

Несомненно, наибольшее значение в жизни фитоценозов имеют почвенные водоросли, являющиеся, как теперь можно утверждать, постоян-

Таб

Почвенный разрез и распределение водорослей по почвен

Почва				Во	
горизонт	глубина залегания (см)	краткая характеристика горизонта	глубина взятия пробы (см)	синезеленые	количество
A_0	0—0.5	Подстилка, состоящая из мертвых частей трав и мхов, частично пронизана стебельками живых мхов. pH 6.15—7.0.	0—0.5	Microcystis pulverea, Amorphonostoc punctiforme, Anabaena variabilis, Anabaena variabilis f. tenuis, Microchaete tenera, Oscillatoria pseudogeminata, Phormidium foveolarum, Phormidium autumnale, Symploca muscorum.	9
A_1	0.5—15	Черный, дерновый, содержащий главную массу корней. pH 5.15—5.54.	0.5 (поверхность)	Microcystis pulverea, Amorphonostoc punctiforme, Oscillatoria pseudogeminata, Phormidium foveolarum, Phormidium autumnale.	5
			10	Microcystis pulverea.	1
A_2	16—24	Светлосерый, среднесуглинистый, связанный с нижележащим горизонтом извилистой границей. pH 5.93—6.15.	19—20		—
BG	25—50 и глубже	Серый, суглинистый, несколько более плотный, чем предыдущий горизонт, с ясными ржавыми пятнами и потеками. pH 5.96—6.22.	30		—
			50		—

лица 8
ным горизонтам в ассоциации Agrostidetum leontodontosum

водоросли						
зеленые	количество	желтозеленые	количество	диатомовые	количество	общее количество
Chlamydomonas Peterfii, Chlamydomonas oblongella, Chlorococcum humicola, Coccomyxa dispar, Chlorella vulgaris, Chlorella terricola, Chlorella ellipsoidea, Ulothrix variabilis, Hormidium nitens, Microthamnion Kützingianum.	10	Chloridella neglecta, Heterothrix Bristoliana.	2	Eunotia tenella, Achnanthes sp., Pinnularia subcapitata, Pinnularia borealis, Pinnularia viridis var. sudetica, Amphora ovalis var. pediculus, Hantzschia amphioxys, Nitzschia palea.	8	29
Chlamydomonas intermedia? Chlamydomonas Peterfii, Chlamydomonas oblongella, Chlorococcum infusionum, Chlorococcum humicola, Coccomyxa solorinae, Chlorella vulgaris, Chlorella terricola, Chlorella ellipsoidea, Ulothrix variabilis, Hormidium nitens, Stichococcus minor, Pleurastrum terrestre, Oedogonium sp., Closterium pusillum.	15	Chlorobotrys polychloris, Bumilleriopsis Peterseniana, Heterothrix exilis, Heterothrix Bristoliana, Tribonema minus?	5	Eunotia praerupta, Eunotia tenella, Eunotia fallax, Eunotia lunaris, Caloneis fasciata, Pinnularia molaris, Pinnularia subcapitata, Pinnularia microstauron var. Brebissonii f. diminuta, Pinnularia intermedia, Pinnularia borealis, Pinnularia viridis var. sudetica, Hantzschia amphioxys, Nitzschia palea.	13	38
Chlamydomonas intermedia? Chlamydomonas Peterfii, Chlamydomonas oblongella, Chlorococcum humicola, Ulothrix variabilis, Hormidium nitens, Oedogonium sp.	7	Botrydiopsis arhiza.	1	Tabellaria flocculosa, Eunotia praerupta, Eunotia tenella, Eunotia exigua, Eunotia fallax, Eunotia faba, Caloneis fasciata, Navicula contenta f. parallela, Pinnularia subcapitata, Pinnularia microstauron var. Brebissonii f. diminuta, Pinnularia borealis.	11	20
Chlamydomonas globosa?, Chlamydomonas intermedia?, Chlamydomonas Peterfii, Hormidium nitens, Hormidium flaccidum.	5		—		—	5
	—		—		—	—
Chlamydomonas intermedia?, Chlamydomonas Peterfii, Chlamidomonas oblongella, Ulothrix variabilis.	4		—		—	4

ной и необходимой составной частью яруса почвенной микрофлоры, почему им и следует уделить в дальнейшем изложении больше внимания.

Касаясь самого понятия «почвенные водоросли», приходится заметить, что объем этого понятия определяется отдельными авторами по-разному. В основном, различные мнения существуют при обсуждении двух вопросов: 1) относить ли почвенные водоросли к типично аэрофильным (вневодным) и 2) следует ли противопоставлять сообщества водорослей, обитающие на поверхности почвы, сообществам, живущим в глубоких почвенных горизонтах?

Первый вопрос решается положительно почти во всех известных в настоящее время классификациях (Арнольди, 1925; Kolbe, 1932; Petersen, 1935; Еленкин, 1936). Исключение представляет классификация Цедергрина (Cedergreen, 1939), в которой к аэрофильным относятся только водоросли, «растущие на земле», водоросли же, живущие ниже поверхности почвы, объединяются автором в совершенно особую группу геофильных, причем эта группа противопоставляется группам, с одной стороны, аэрофильных, с другой — гидрофильных водорослей.

Классификации Фрича (Fritsch, 1922b) и Чепмэна (Chapman, 1941) вообще не дают ответа на этот вопрос, так как касаются экологических взаимоотношений лишь внутри группы почвенных водорослей.

По второму вопросу — следует ли противопоставлять глубинные сообщества сообществам поверхностным — существуют в основном две точки зрения.

По мнению одних авторов (Fritsch, 1922b; Kolbe, 1932; Petersen, 1935; Chapman, 1941), как поверхностные, так и глубинные сообщества водорослей следует включать в один общий экологический комплекс почвенных водорослей, не противопоставляя их друг другу. По мнению других (Арнольди, 1925; Еленкин, 1936; Голлербах, 1936; Cedergreen, 1939), условия жизни на поверхности почвы настолько отличаются от таковых в глубоких почвенных горизонтах, что водоросли, обитающие на поверхности, и глубинные сообщества должны быть выделены в совершенно самостоятельные, экологически обособленные группы.

Анализируя те условия, в которых находятся водоросли в почве, мы прежде всего должны будем констатировать, что средой, с которой почвенные водоросли непосредственно осуществляют обмен веществ, является воздух или вода.

Всякая, даже самая бесструктурная почва всегда пронизана целой сетью разветвленных капиллярных ходов, которые составляют то пространство, которое не занято почвенными частицами и которое всегда заполнено либо воздухом, либо водой. Однако почвенная вода, несомненно, будет качественно отличаться от воды, образующей водоемы, а почвенный воздух будет качественно иным по сравнению с воздухом атмосферы.

В зависимости от химического состава минеральной части почвы и содержания гумусовых веществ почвенная вода будет содержать в растворенном и во взвешенном состоянии ряд веществ, обычно отсутствующих в воде водоемов. Благодаря наличию коллоидных веществ в почвенном растворе достигают большой интенсивности электрокинетические силы. Благодаря капиллярному состоянию воды возникают капиллярные силы. Из трех форм состояния почвенной влаги, которые различаются С. И. Долговым (1946, 1948), — сорбированной, свободной и парообразной, — повидимому, для водорослей, так же как и для высших растений, доступными являются только последние две.

При неполном насыщении почвы водой пространства между почвенными частицами, в особенности некапиллярные, заполнены воздухом. Почвенный воздух находится в состоянии подвижной связи с воздухом атмосферы, но содержит всегда больший процент углекислоты, нежели последний.

Промежутки между почвенными частицами (в том числе и капиллярные), более узкие в пылеватых бесструктурных и более широкие в крупнокомковатых структурных почвах, как раз и представляют то пространство, в котором обитают почвенные микроорганизмы, в частности и водоросли.

Таким образом, почва как жизненная среда для обитающих в ней организмов обладает совершенно особыми свойствами, которые отличают ее от воздушной среды атмосферы и от водной среды водоемов.

Однако было бы односторонне рассматривать почву лишь как среду для обитающих в ней организмов. Почва, как это убедительно показано В. Р. Вильямсом, является также в большой мере созданием организмов, ее населяющих. Роль микроорганизмов в создании почвы особенно велика, и это составляет качественное отличие почвенных микроорганизмов от микроорганизмов всех прочих категорий.

Поэтому почвенные водоросли с полным основанием должны рассматриваться как обособленная экологическая группа, которую вполне закономерно противопоставлять, с одной стороны, группе водорослей аэрофильных (вневодных) и, с другой стороны, — группе водорослей гидрофильных.

Это положение наиболее соответствует точке зрения Цедергрина (Cedergreen, 1939), выделяющего почвенные водоросли в самостоятельную группу «геофильных». Нельзя признать удачным лишь термин «геофильные водоросли», который следует заменить более точным определением «эдафофильные водоросли».[1] При этом смысл, который вкладывает Цедергрин в понятие «геофильные водоросли», соответствующий пониманию почвенных сообществ В. М. Арнольди (1925) и эдафона А. А. Еленкина (1936), необходимо расширить и включить в группу эдафофильных водорослей не только глубинных обитателей, но также и водоросли, живущие на поверхности почвы. Разумеется, речь идет здесь не о затушевывании различия между условиями жизни на поверхности почвы и в ее глубоких горизонтах. Но наличие такого различия условий не устраняет общей для поверхностных и глубинных водорослей тесной связи их с качественно особой почвенной средой.

В этом отношении нельзя согласиться с М. М. Голлербахом (1936, стр. 100), противопоставляющим водоросли, растущие на поверхности почвы, водорослям, обитающим ниже ее поверхности. Действительно, войлок *Vaucheria* или слоевища некоторых *Chaetophorales* (например, *Gongrosira*) при условии сильной влажности воздуха могут иногда приподыматься на 0.5—1 см над поверхностью почвы, однако своими нижними частями они всегда находятся в тесном контакте с почвенными частицами. При понижении же влажности воздуха или при обильном смачивании капельно-жидкой водой (например, во время сильного дождя) такие войлочные налеты быстро спадаются, плотно прилегают к поверхности почвы и, таким образом, оказываются связанными с почвенными частицами еще теснее.

Единство группы эдафофильных водорослей подкрепляется также тем, что до настоящего времени не встречено каких-либо особых форм,

[1] Термин «эдафофильные водоросли» впервые был применен М. М. Голлербахом.

обитающих только в глубоких почвенных горизонтах, а все глубинные обитатели всегда были находимы и на поверхности.

Точное установление смысла понятия «эдафофильные» или «почвенные» водоросли пока все же не позволяет нам раскрыть это понятие в виде какого-либо реального списка видов, который мог бы представлять данную экологическую группу. Списки характерных почвенных видов, которые приводятся некоторыми авторами, обычно имеют чисто местное значение. Даже наиболее часто цитируемый список Бристоль, представляющий собой, по словам автора, виды, «встречающиеся в почвах всюду» [протонема мхов, *Hantzschia amphioxys*, *Trochiscia aspera*, *Chlorococcum humicola*, *Bumilleria exilis* (=*Heterothrix Bristoliana*) и, в меньшей степени, *Ulothrix subtilis* var. *variabilis* (Bristol, 1920a)], как оказывается, далеко не всегда соответствует данным исследователей, работавших в других странах. Так, например, исходя из многочисленных работ Б. А. Келлера (1907, 1926, 1940, 1948), а также из трудов некоторых других авторов (Засухин, 1930; Лавренко, 1940; Прозоровский, 1940; Болышев и Манучарова, 1946, 1947, 1952, и др.), можно сделать вывод, что в почвах степной и пустынной зон Советского Союза определенно преобладают синезеленые водоросли, которые вообще отсутствуют в списке характерных почвенных водорослей Бристоль. Иную флору водорослей содержат, согласно Сингу (Singh, 1939), почвы рисовых полей Индии. Можно было бы привести еще целый ряд примеров, подтверждающих, что теория космополитического распространения отдельных видов или группировок водорослей глубоко неверна. Нельзя отрицать, что некоторые виды обладают более широкой амплитудой приспособляемости и потому встречаются более часто, чем другие, более стенотопные виды. Однако, без сомнения, распространение почвенных водорослей подчинено определенным закономерностям, которые мы и попытаемся рассмотреть здесь хотя бы в самых общих чертах.

Прежде всего необходимо оговориться, что, принимая почвенные водоросли за особую экологическую группировку, входящую в состав яруса почвенной микрофлоры, было бы, однако, ошибкой всю совокупность водорослей в целом противопоставлять грибному и бактериальному населению почвы (так же как и вообще всем растениям фитоценоза), выделяя их, скажем, в особую «синузию водорослей» (примерно соответствующую синузии 4-го порядка В. В. Алехина). Не подлежит никакому сомнению, что среди водорослей можно выделить очень большое число синузий, и сделать это совершенно необходимо (так же как выделить синузии грибные и бактериальные), для того чтобы приблизиться, наконец, к всестороннему познанию динамики и роли микроорганизмов в почве (см. также высказывания В. Н. Сукачева, 1938, стр. 23; 1949, стр. 54; 1950, стр. 454). Но для выделения синузий нужно иметь достаточно удовлетворительно разработанную систему жизненных форм водорослей, чего в настоящее время еще нет.[1]

Таким образом, вопрос о месте, которое почвенные водоросли занимают в общей структуре фитоценоза, подлежит отдельному рассмотрению и не может быть включен в рамки настоящей работы.

Сравнивая результаты исследования почвенных разрезов исследованных ассоциаций, можно заметить, что обе лесные ассоциации несмотря на различное положение их в системе эколого-фитоценотических рядов содержат в своей флоре примерно одинаковое количество водорослей

---

[1] Попытки создания системы жизненных форм водорослей делались отдельными зарубежными учеными, обзор их можно найти у Чепмэна (Chapman, 1941), но все эти системы являются весьма несовершенными.

(табл. 9). Однако лишь приблизительно половина этого количества (20 видов) является общей для обеих ассоциаций.

Таблица 9

Сравнительная таблица количества видов водорослей, встреченных в почвах исследованных ассоциаций

Ассоциация	Piceetum myrtilloso-caricoso-hylocomiosum				Pinetum mixto-vaccinioso-sphagnosum				Agrostidetum leontodontosum			
Типы водорослей	*Cyan.*	*Chlor.*	*Xant.*	*Bacil.*	*Cyan.*	*Chlor.*	*Xant.*	*Bacil.*	*Cyan.*	*Chlor.*	*Xant.*	*Bacil.*
Количество видов по отдельным типам	2	20	2	15	1	17	1	22	9	19	7	19
Общее количество	39				41				54			
Количество видов, встреченных в почве только данной ассоциации	9				12				9			

В то же время виды, встречающиеся в почвах только елового леса, составляют 23% от общего их количества, а для соснового леса эта цифра соответственно равна 29%. Виды эти следующие: для елового леса — *Anabaena minutissima?*, *Hormidium dissectum*, *Stichococcus variabilis*, *Eunotia valida*, *Eunotia* sp., *Navicula menisculus*, *Pinnularia subsolaris*, *Pinnularia lata* var.?, *Epithemia zebra* var. *porcellus*; для соснового леса — *Chlamydomonas Snowiae*, *Chlorochytrium paradoxum*, *Ankistrodesmus convolutus*, *Ankistrodesmus convolutus* var. *minutum*, *Neidium affine* f. *hercynica*, *Neidium affine* var. *longiceps*, *Stauroneis* sp., *Navicula mutica*, *Pinnularia microstauron* var. *ambigua*, *Pinnularia brevicostata*, *Cymbella gracilis*, *Cymbella perpusilla*.

Если даже считать такой процент не особенно большим, то все же присутствие характерных видов должно подсказывать мысль о наличии определенных, специфических для каждой ассоциации почвенных условий. Поскольку богатство почвы теми или иными химическими веществами в значительной мере определяется составом подстилки и аккумулятивного горизонта A_1, и притом именно здесь, в этих горизонтах, наиболее активно протекают почвенные биологические процессы, постольку является показательным, что в еловом лесу все 9 характерных видов, а в сосновом лесу из 12 характерных видов 11 встречаются именно в горизонтах A_0 и A_1 на глубине, не превышающей 20 см.

Характерными видами в луговой почве являются следующие: *Microchaete tenera*, *Phormidium foveolarum*, *Symploca muscorum*, *Oedogonium* sp., *Closterium pusillum*, *Tribonema minus?*, *Eunotia faba*, *Navicula contenta* f. *parallela*, *Amphora ovalis* var. *pediculus*. Они составляют всего лишь 16.5% от общего количества видов, что можно поставить в связь со вторичным происхождением луговой почвы. Абсолютное количество водорослей в луговой почве значительно больше, чем в лесных. Превы-

шение это надо отнести главным образом на счет синезеленых и желтозеленых, в изобилии развивавшихся в подстилке и на поверхности почвы. Однако в общем диатомовые и зеленые сохраняют свое господство. Среди последних интересно отметить присутствие стерильных нитей гидрофильной *Oedogonium* sp.

В свете изложенного интересно сопоставить полученные результаты с данными других авторов, занимавшихся изучением почвенных водорослей в сходных растительных группировках. Из таких работ в настоящее время можно назвать всего лишь три, причем все они принадлежат перу советских ученых (Матвиенко, 1950; Гаврилов, 1950; Штина и Болышев, 1951).

Наиболее сравнимыми с результатами настоящей работы являются данные А. М. Матвиенко (1950), так как автором применялась, с небольшими отклонениями, такая же методика выявления почвенных водорослей. Почвенные пробы брались в дубовом лесу Лесостепной научно-исследовательской станции «Лес на Ворскле» только в поверхностном слое почвы (на глубине от 0 до 3 см). Список содержит 61 название. По типам водоросли распределяются следующим образом: синезеленых 11, зеленых 21, желтозеленых 11, диатомовых 18. Количество это, таким образом, значительно превышает число видов, обнаруженных в почвах описанных выше ассоциаций елового и соснового леса,[1] причем превышение это относится исключительно на счет большого количества синезеленых и желтозеленых. Интересно, что количества зеленых и диатомовых остаются примерно одинаковыми в почвах елового, соснового и дубового лесов. Общими для почв всех этих трех типов леса являются всего лишь 12 видов: *Chlorococcum humicola*, *Coccomyxa solorinae*, *Chlorella vulgaris*, *Ulothrix variabilis*, *Hormidium nitens*, *Stichococcus minor*, *S. bacillaris*, *Botrydiopsis arhiza*, *Pinnularia microstauron*, *P. borealis*, *Hantzschia amphioxys*, *Nitzschia palea*. Из них общими для почв дубового и елового леса являются 11 видов (все перечисленные виды за исключением *Nitzschia palea*), а для почв дубового и соснового леса — 9 видов (все перечисленные виды за исключением *Coccomyxa solorinae*, *Stichococcus minor* и *Botrydiopsis arhiza*).

Результаты работы К. А. Гаврилова, к сожалению, трудно сравнимы с результатами настоящей работы. Автором обследован ряд лесных культур на территории двух лесных хозяйств Сумской области. Почвенным водорослям в работе уделено сравнительно небольшое место, поскольку целью исследования было выяснение влияния состава лесонасаждений на микрофлору (бактерии, грибы, включая актиномицеты, водоросли) и фауну лесных почв. Пользуясь краткими описаниями, которые приведены в работе, установить ассоциации, с которыми имел дело автор, не представляется возможным. Можно предположить, однако, что большая часть из описанных насаждений находится под сильным влиянием человека.

Ценным моментом является то, что почвенные пробы брались по генетическим горизонтам, и при этом до глубины 1 м. Методика же постановки культур значительно отличалась от примененной нами. В результате исследования для 8 типов насаждений было выявлено всего лишь 17 видов водорослей, среди которых совершенно отсутствуют диатомовые. Поражает чрезвычайно малое количество водорослей в некоторых из обследованных насаждений. Так, например, в почве соснового насажде-

---

[1] Необходимо, однако, иметь в виду, что так как А. М. Матвиенко не указывает ассоциаций дубового леса, в которых ею брались пробы, а обследованию подверглись, по ее словам, четыре квартала заповедного леса, то естественно предположить, что она имела дело с несколькими ассоциациями. Поэтому результаты сравнения приходится считать в известной степени относительными.

ния Лесной опытной дачи Тимирязевской сельскохозяйственной академии найден всего лишь один вид (*Chlorella vulgaris*); в почве лиственничного насаждения той же опытной дачи — 2 вида (*Chlorella vulgaris* и *Chlorella terricola*). Наибольшее количество — 8 видов — встречено в почве березового насаждения Тростянецкого опытного лесного хозяйства.

Во всех случаях горизонт A_2 не содержит ни одной водоросли.

Столь малое количество водорослей, выявленное автором в исследованных им лесонасаждениях, находится в противоречии как с данными настоящей работы, так и с данными А. М. Матвиенко, и, повидимому, объясняется недостаточно разработанной методикой постановки культур. Сомнение в истинности результатов увеличивает также небрежно составленная таблица распределения водорослей в почвах отдельных насаждений: некоторые водоросли (*Planophyla assimetrica*, *Chloroplana terricola*, *Stichococcus bacillaris*) в этой таблице не имеют отметок встречаемости ни в одном из обследованных насаждений. Возникает вопрос: зачем же они вообще включены в список? Эти недостатки существенно снижают ценность альгологического раздела работы.

Сравнение результатов настоящей работы с данными Э. А. Штиной и Н. Н. Болышева (1951) тоже сильно затруднено тем обстоятельством, что Э. А. Штина и Н. Н. Болышев не указывают растительных ассоциаций, где ими производилось изучение водорослей, а ограничиваются лишь сообщением некоторых количественных данных (без приведения полного списка видов) для отдельных типов почв и групп формаций. Их исследования показали, что целинная почва под суходольным лугом содержит по сравнению с почвой хвойного леса значительно более разнообразную флору водорослей. Авторы отмечают также существование приуроченности некоторых видов водорослей к определенным растительным сообществам. Это вполне согласуется с данными, которые получены нами, и служит подтверждением тому, что распределение почвенных водорослей, очевидно, связано с влиянием фитоценотической среды, с ее отбирающим действием по отношению к отдельным видам.

В задачу настоящего исследования не входила постановка специальных опытов по изучению действия на водоросли экологических факторов, от чего, несомненно, также зависит распределение водорослей. Тем не менее здесь не будет лишним хотя бы кратко, а в некоторых случаях, может быть, и предположительно, остановиться на роли главнейших из них в жизни эдафофильных и аэрофильных водорослей, обитающих в условиях леса и луга.

Изложенный ниже материал касается некоторых экологических факторов, каждый из которых рассматривается отдельно. Это сделано исключительно из соображений практического удобства и отнюдь не означает отрицания комплексного влияния экологических факторов, что, собственно, в природе всегда лишь и наблюдается.

Вода. Наиболее бедными водой являются субстраты, на которых произрастают аэрофильные водоросли. Некоторые из этих субстратов, как, например, кора деревьев, способны удерживать часть попавшей на них воды, причем способность эта выражена различно у разных древесных пород. По Эдлиху (Edlich, 1936), влагоемкость коры дуба, например, больше, чем коры вяза. Шмид (Schmid, 1927) приводит процентное выражение увеличения веса кусков коры различных древесных пород после двухчасового содержания в воде. Наибольшую влагоемкость показали сосна (*Pinus cembra*) — 60% и груша — 80%. Довольно высокая влагоемкость установлена также для коры *Pinus silvestris*, причем оказалось, что более сильное всасывание влаги происходит на стороне ствола,

обращенной на север. Так, после трехчасового смачивания кора с южной стороны ствола увеличилась в весе на 31%, а с северной — на 65%. После десятичасового смачивания те же цифры составляли, соответственно, 41 и 76%. Установлено также (Edlich, 1936), что куски коры могут впитывать влагу из воздуха, и притом гораздо скорее (примерно, в 7 раз), чем, например, тонкопористая глина. Это свойство коры имеет, повидимому, известное значение для снабжения влагой растущих на ней водорослей, так как преимущественно вертикальное положение стволов в лесу способствует быстрому стеканию с них дождевых вод. На поверхности стволов, однако, задерживается некоторое количество воды. По исследованиям В. П. Лохова (1938), количество удержанной воды зависит от степени шероховатости стволовой поверхности у разных пород. По данным этого автора, поверхности стволов у ели и сосны имеют повышенную смачиваемость, превышающую примерно в 1½ раза смачиваемость стволов осины и липы и почти в 2 раза смачиваемость стволов березы.

Весьма возможно, впрочем, что увлажнение аэрофильных водорослей дождевыми водами не имеет для них большого значения. По утверждению Шмида (Schmid, 1927), дождевая вода, попадающая на стволы деревьев, покрытые налетом *Pleurococcus Naegelii*, скатывается вниз, не смачивая этого налета. Для нормального развития водоросли это явление не приносит никакого ущерба, так как *Pleurococcus Naegelii* приспособился удовлетворять свою потребность во влаге исключительно за счет паров атмосферы. Присутствие же капельно-жидкой воды в течение длительного периода времени может даже привести эту водоросль к дегенерации.

К сожалению, подобных наблюдений не производилось над другими водорослями, почти постоянно встречающимися на коре стволов, например над видами *Trentepohlia*. Несмотря на то, что *Trentepohlia* живет главным образом на березах, стволы которых имеют пониженную смачиваемость (Лохов, 1938, стр. 101), есть основания полагать, что отношение ее к водному режиму субстрата несколько иное, чем у *Pleurococcus*, хотя бы вследствие наличия у нее при размножении подвижных стадий.

Таким образом, вода, содержащаяся в субстрате, на котором произрастают аэрофильные водоросли, не является для них главным и единственным источником влаги. Основным источником влаги, который, очевидно, используется ими в первую очередь, служат водяные пары, содержащиеся в атмосфере.

Мхи обладают довольно значительной водоудерживающей силой, в частности мхи политриховые и в особенности сфагновые. Последние поэтому не могут считаться для водорослей типичными воздушными местообитаниями. По данным Н. И. Костюкевич (1948), моховой покров из *Hypnum* и *Hylocomium* задерживает до 4 мм, а мхи из родов *Polytrichum* и *Sphagnum* до 5—5.6 мм осадков. В. И. Рутковский (1936) указывает, что процент задержанной моховым покровом влаги особенно велик при слабых осадках: при осадках ниже 1 мм чистый моховой покров пропускает до почвы лишь 20—25% влаги. Последнее обстоятельство говорит о том, что мхи являются конденсаторами даже самых ничтожных количеств попадающей на них воды. Отдача же воды в атмосферу, т. е. испарение ее, очевидно, поскольку мхи являются субстратом живым, подчинено не только физическим законам, но связано также с ходом транспирации, так как естественно предположить, что вода, находящаяся на поверхности стеблей и листьев мхов, будет испаряться тем медленнее, чем больше окружающий их воздух внутри дерновины будет насыщен водяными па-

рами. Следовательно, помимо морфологических также и физиологические особенности того или иного вида мха могут оказывать влияние на способность удерживать воду в образованной им дерновине.

Из исследованных для настоящей работы лесных мхов наиболее водоудерживающими можно считать в первую очередь виды *Sphagnum*, затем *Polytrichum commune* и *Dicranum undulatum* (водоудерживающая способность последнего связана, очевидно, с наличием густого войлока ризоидов, окутывающего стебли).

Сохранение определенного запаса влаги в дерновине обусловлено не только видовыми особенностями мхов, но, несомненно, находится в зависимости и от фитоценотического окружения. По исследованиям А. А. Молчанова (1948), в сосновых лесах испарение воды моховой (и ягодниковой) растительностью наиболее слабо происходит в молодняке (что, как вытекает из наблюдений того же автора, очевидно, связано с повышенной интенсивностью транспирации у деревьев в молодом возрасте). Для еловых лесов отсутствуют какие-либо точные данные по этому вопросу, но нужно предполагать, что испаряемость с поверхности мохового покрова здесь будет ниже, чем в сосновом (разумеется, если сравнивать аналогичные ассоциации). Мхи на лугу в отношении влагоудержания казалось бы находятся в менее благоприятных условиях по сравнению с лесом. Однако если учесть, что травяная растительность задерживает сравнительно мало выпадающих осадков (Костюкевич, 1948), а с другой стороны, то, что при достаточной густоте и мощности травостоя испарение с поверхности почвы (а следовательно и с поверхности мохового покрова) сильно понижается (Казаков, 1949), то можно предположить, что в некоторых случаях условия увлажнения для мхов на лугу могут быть в известной мере благоприятны.

Таким образом, условия жизни в дерновинах мхов для водорослей в отношении фактора влажности значительно отличаются от условий жизни на стволах деревьев.

Принимая вполне обоснованное утверждение М. М. Голлербаха (1936), что сам по себе фактор влажности не является непосредственно определяющим распределение водорослей, можно все же сделать коекакие любопытные выводы в этом отношении из сопоставления количества видов водорослей, встреченных в дерновинах различных видов мхов, обитающих в разных фитоценозах.

Как видно из табл. 10, дерновинки мхов, взятые из одинаковых условий увлажнения (*Polytrichum commune* и *Entodon Schreberi* из елового и соснового леса), содержали приблизительно одинаковое количество видов водорослей (интересно совпадение видового состава водорослей даже по отдельным типам!). Количество же видов водорослей, найденных в дерновинах *Dicranum undulatum*, в одном случае сильно влажного, собранного в еловом лесу, в другом — совершенно сухого, взятого на приствольной кочке в сосновом лесу, оказалось резко различным. Весьма возможно, что в приведенных примерах фактор влажности играл далеко не второстепенную роль.

Следует особо отметить гиалиновые клетки сфагновых мхов как защищенные микроскопические вместилища воды, вполне пригодные для вегетации водорослей (конечно при условии их приспособления к кислым выделениям сфагнов). К имеющимся уже в литературе данным о нахождении водорослей в гиалиновых клетках (Доктуровский, 1935, стр. 14; Зауер, 1950б, стр. 620) результаты настоящей работы позволяют добавить еще три подобных случая: использование гиалиновых клеток мертвого *Sphagnum acutifolium* в качестве места поселения водорослями *Chlamy-*

Таблица 10

Распределение водорослей по дерновинам различных видов мхов елового и соснового леса

Название мха	Количество видов водорослей				
	Cyan.	*Chlor.*	*Xant.*	*Bacil.*	всего
Entodon Schreberi из елового леса	1	10	1	1	13
Entodon Schreberi из соснового леса	1	9	1	4	15
Hylocomium proliferum из елового леса	2	9	—	7	18
Dicranum undulatum из елового леса	2	10	—	9	21
Dicranum undulatum из соснового леса (сухая дерновина, экспозиция на юго-восток)	1	6	—	—	7
Dicranum undulatum из соснового леса (сухая дерновина, экспозиция на север)	1	7	—	—	8
Polytrichum commune из елового леса	1	12	1	6	20
Polytrichum commune из соснового леса	1	9	1	6	17
Sphagnum amblyphyllum из елового леса	1	9	1	8	19
Sphagnum centrale из елового леса	1	10	—	13	24
Sphagnum acutifolium из соснового леса (1946 г.)	1	17	1	1	20
То же, 1947 г.	1	7	—	12	20

domonas Snowiae, Dictyococcus irregularis, Ankistrodesmus convolutus.[1]

Вопрос о значении почвенной воды для эдафофильных водорослей не может быть исчерпан в рамках настоящей работы. Многообразные формы воды, которыми она представлена в почве, повидимому, играют разную роль в жизни водорослей, но выяснение этого требует специальных исследований. Химически связанная вода, несомненно, является для водорослей недоступной. Из трех форм почвенной влаги по физическому состоянию, о которых говорилось выше, для водорослей (так же как и для высших растений) вполне доступной можно считать главным образом воду свободную (гравитационную и капиллярную), которая в некоторых случаях заполняет почвенные капилляры. Менее доступной, но все же могущей служить источником водного питания, является вода парообразная. Является ли сорбированная вода, недоступная для высших растений, в такой же мере недоступной и для водорослей, — вопрос, который может быть решен только экспериментально. Во всяком случае, в настоящее время сорбированную воду нельзя принимать во внимание при характеристике водного режима эдафофильных водорослей.[2] Поэтому в дальнейшем под термином «почвенная вода» следует понимать лишь воду свободную и отчасти парообразную.

Чрезвычайно важным свойством почвенной воды является ее подвижность, в особенности подвижность в вертикальном направлении. При этом движение это происходит не только сверху вниз, но, возможно,

[1] Наблюдалось только в культурах.

[2] Интересно, что Фрич (Fritsch, 1936, стр. 196) считает возможным в весьма категорической форме утверждать, что подземные сообщества водорослей «находятся в воде, составляющей пленку вокруг частиц почвы и занимающей мельчайшие промежутки между ними». То, что водоросли обитают в воде, занимающей мельчайшие промежутки между почвенными частицами (т. е. в воде капиллярных ходов), конечно, вполне справедливо. Не подкрепленное же никакими фактическими данными утверждение, что водоросли используют также и воду пленочную (т. е., иначе говоря, сорбированную), кажется нам слишком смелым и не может быть принято на веру.

также снизу вверх. В таком направлении может передвигаться капиллярная вода, занимающая наиболее узкие пространства между почвенными частицами. По Д. Г. Виленскому (1950, стр. 141), теоретически поднятие воды в почве капиллярными силами может совершаться на высоту до 15 м, практически же, поскольку капиллярные поры никогда не достигают подобной длины, высота поднятия исчисляется в лучшем случае несколькими метрами. Такое поднятие, однако, происходит лишь в капиллярах, диаметр которых составляет около 2 μ, поэтому оно может оказывать влияние на распределение в толще почвы лишь бактерий или организмов, равных им по величине. Но если в других, более широких каналах, где могут обитать также и водоросли, вода сможет подниматься даже всего на 10—20 см, то этого будет вполне достаточно для изменения микростратификации также и почвенной альгофлоры. Следует иметь в виду, однако, что действие указанных капиллярных сил хорошо выражено лишь в легких суглинистых почвах, в почвах же тяжелого механического состава оно значительно ослаблено, а в глинистых иллювиальных горизонтах подзолистых почв даже почти совсем прекращается (Виленский, 1950, стр. 142). Этот факт хорошо подчеркивает разницу в гидрологическом режиме различных типов почв, а следовательно, и различные условия, существующие в них для распределения микроорганизмов.

Законы, управляющие передвижением воды в почвах, необходимо иметь в виду при решении вопроса, давно дискуссируемого в почвенно-альгологической литературе: каким образом проникают водоросли в глубокие горизонты почв? Большинство авторов (Esmarch, 1914; Petersen, 1935; Болышев и Манучарова, 1947, 1952) склоняются к мнению, что в глубокие горизонты почв водоросли заносятся механически токами фильтрующейся дождевой воды. Мнение это, подкрепленное в отдельных случаях весьма точными экспериментами (Petersen, 1935), кажется вполне обоснованным. В настоящее время не известны виды водорослей, которые обитали бы только в толще почвы и не встречались бы на ее поверхности. Но, придерживаясь точки зрения пассивного вмывания водорослей в почву дождевыми водами, необходимо все же учитывать помимо возможности такого же механического их обратного перемещения при поднятии воды в капиллярах также и возможность активного приспособления некоторых видов к условиям жизни в том или ином почвенном горизонте. Иначе чем, например, объяснить, что в нашем случае *Bumilleriopsis Peterseniana* встречается в еловом лесу исключительно лишь в горизонте A_2 на глубине 25 см и отсутствует в этом же лесу на поверхности почвы (см. табл. 2)? Той же причиной, очевидно, можно объяснить и необыкновенный случай микростратификации водорослей в горизонте В луговой почвы, когда на глубине 30 см водоросли уже полностью отсутствовали, а на глубине 50 см они были вновь обнаружены. Четыре вида, встреченные здесь, все обладали в своем жизненном цикле подвижными стадиями, что позволяет думать о возможности их активного перемещения по крайней мере в пределах одного почвенного горизонта (см. табл. 8). О существовании особой глубинной флоры водорослей говорят также данные Н. Н. Болышева и Е. А. Манучаровой (1947), подметивших, что малые размеры особей водорослей, вмытых в глубокие горизонты, являются наследственно закрепленными и сохраняются даже в культурах, в которых эти глубинные формы не приобретают нормальных размеров особей тех же видов, обитающих на поверхности. На активную приспособляемость отдельных видов указывает также то обстоятельство, что в глубоких горизонтах почв присутствует, по сравнению с поверхностью, всегда лишь очень небольшое

число жизнеспособных видов, хотя воздействию фильтрующейся воды подвергаются на поверхности все виды в одинаковой степени.

В пользу существования таких видов водорослей, которые приспособились к обитанию в глубоких горизонтах почв, высказываются также некоторые иностранные авторы (Moore a. Karrer, 1919; Gistl, 1933; Fritsch, 1936; John, 1942).

Микростратификация водорослей в почвах может быть связана, кроме того, и с влагоемкостью отдельных горизонтов. По данным Н. В. Родникова (1940), в подзолистых и дерново-подзолистых почвах наиболее высокой влажностью обладают верхние горизонты — A_0 и A_1. По В. П. Лохову (1938), выдающаяся роль в задержании осадков принадлежит подстилке, содержание влаги в которой может достигать 304%. В ассоциациях, исследованных для настоящей работы, именно подстилка и горизонт A_1 были особенно богаты водорослями по количеству видов, да, повидимому, и по числу индивидуумов, поскольку о последнем можно судить по пышности развития водорослей в культурах.

Лесная подстилка как биотоп в отношении режима влажности обладает целым рядом особенностей. Будучи расположена на границе между почвой и атмосферой, она, как предполагает В. П. Лохов (1938), испаряет задержанную ею влагу обратно в атмосферу, а не передает нижележащим горизонтам почвы. В то же время она не является гигроскопичной, вследствие чего при высыхании трудно смачивается. Это приводит к тому, что в некоторых случаях, например в еловом лесу летом при непродолжительных осадках, подстилка вообще полностью не смачивается, а насыщение ее влагой наступает лишь во время осенних дождей (Лохов, 1938). Таким образом, водоросли, обитающие в подстилке, находясь в некоторые периоды своей жизни в особо благоприятных условиях увлажнения, в другие периоды могут подвергаться сильному и длительному иссушению. В этом отношении лесная подстилка приближается к типично воздушным местообитаниям, где, впрочем, упомянутые контрасты могут быть выражены еще резче. С другой стороны, слой подстилки препятствует сильному испарению из нижележащих горизонтов, где смены периодов увлажнения и иссушения, таким образом, значительно смягчены.

В общем же почвенные водоросли почти в такой же мере, как и аэрофильные, должны обладать способностью переносить высыхание. Интересно привести некоторые факты, касающиеся этого свойства водорослей.

Первые попытки выяснить отношение водорослей к высыханию относятся еще к XIX в. (см., например, Petit, 1877). Весьма несовершенная методика, применявшаяся в то время (так, например, Пти помещал собранные им ил и глину, содержащие диатомовые, в стеклянные чашки и оставлял эти чашки стоять «под покровом пыли», как он пишет, в течение 6—8 месяцев), не позволяла получить сколько-нибудь убедительные результаты. Более ценные данные получены позднее Бристоль (Bristol, 1919b), которая путем постановки культур на материале хранившихся в течение длительного времени почвенных проб показала, что некоторые водоросли сохранили жизнеспособность после пребывания в высушенном состоянии в течение нескольких десятилетий. Так, *Stichococcus bacillaris* и *Nitzschia palea* развивались в культурах после пребывания в сухом состоянии в течение 49 лет, *Chlorococcum humicola*, несколько видов *Nostoc*, *Cylindrospermum licheniforme* — после 60 лет, а *Nostoc muscorum* и *Nodularia Harweyana* — даже после 70 лет. В дальнейшем Липмэн (Lipman, 1941) таким же способом доказал, что *Nostoc commune* сохранил жизнеспособность после 87 лет хранения в высушенном состоянии, а Беккерель (Becquerel, 1942), — что *Nitzschia palea* var. *minuta* и *Cystococ-*

cus humicula Naeg. [=Chlorococcum humicola (Naeg). Rabenh.] не утеряли жизнеспособности в течение 92 лет. Опыты по искусственному высушиванию почвы в струе сухого воздуха при температуре 35° С производились Бристоль-Роуч (Bristol-Roach, 1927a), причем было установлено, что наиболее устойчивыми к такому воздействию оказались почти все синезеленые и *Pleurococcus vulgaris*, в меньшей степени *Chlorococcum humicola*, почти совсем не вынесли высушивания *Chlorella* sp. и некоторые представители желтозеленых (число их сократилось на 99%), нацело были убиты все диатомовые. Исходя из этих данных, автор делает заключение, что водоросли существуют внутри почв не только в покоящемся состоянии, но также и в состоянии вегетации. Дополнительные сведения об устойчивости водорослей против высыхания (в течение периодов времени от 1 месяца до 25 лет) можно получить в работах некоторых других авторов (Beger, 1927; Petersen, 1935; Becquerel, 1936). По мнению Петерсена (Petersen, 1935), в нашем климате даже самая продолжительная засуха не способна убить зародыши водорослей в почве, во всяком случае те из них, которые находятся хотя бы на незначительном расстоянии ниже ее поверхности. Это мнение следует считать вполне справедливым.

Во всех случаях, когда требуется оценить количество воды, которое может в виде осадков попадать на аэрофильные и почвенные водоросли, необходимо учитывать особенности структуры и состав отдельных ярусов тех растительных группировок, где эти водоросли обитают. В лесах, по Г. Ф. Морозову (1949), осадки малой силы благодаря задерживающему влиянию древесного полога могут совсем не достигать поверхности почвы. При осадках достаточной силы количество влаги, задержанной кронами, будет зависеть от состава и возраста древостоя. По данным В. П. Лохова (1938), задерживающая способность елового полога 43-летнего насаждения в 9 раз превышает таковую осинового и в 4 раза березового и соснового полога. По А. А. Молчанову (1949), еловый древостой задерживает в своих кронах 33% осадков, сосновый — 18.5%, а березовый всего лишь 10.2%. Если учесть при этом то количество влаги, которое может задерживаться травяно-кустарничковым и моховым ярусами (о водоудерживающей роли мохового покрова см. стр. 74—75), то станет ясно, что в лесу даже во время очень сильных дождей до почвы доходит очень незначительное количество воды. В этом отношении на лугу почвенные водоросли находятся в более благоприятных условиях: травостой на суходольных и заливных лугах задерживает всего лишь до 1.2 мм осадков (Костюкевич, 1948), что при малой мощности луговой подстилки и ином ее составе обеспечивает более сильное увлажнение почвы.

Завершая обзор значения воды как экологического фактора, необходимо упомянуть отмеченное Э. Х. Фрицманом (1936) различное физиологическое действие ее на живые организмы при различных физических состояниях. Э. Х. Фрицман утверждает, что биологически наиболее ценной является свежеталая или «ледообразная» вода, так как она содержит большое количество комплексных сложных молекул, состоящих из полимеризованных гидрольных групп (групп H_2O). К сожалению, в настоящее время какие-либо достоверные данные о таком особом действии воды при таянии льда отсутствуют. На основании сказанного, естественно, однако, предположить, что снеговой покров, мощность которого, по Петерсену (Petersen, 1928b), не оказывает влияния на количество видов водорослей в почве, может при своем таянии стимулировать более пышное количественное развитие особей отдельных видов. О том, вегетируют ли водоросли на почве после образования снежного покрова, под которым, по Г. Д. Рихтеру (1948), создается совершенно своеобразный «подснежный микро-

климат», в настоящее время нельзя сказать ничего утвердительного за неимением фактического материала.

Свет. Свет для водорослей при их автотрофном образе жизни играет, несомненно, такую же роль, как и для высших растений. Он необходим прежде всего для осуществления фотосинтеза. Согласно данным ряда авторов (по Бриллиант, 1947б), реакция фотосинтеза протекает по-разному у представителей различных систематических групп растений. В. А. Бриллиант (1949б) отмечает значительно бо́льшую интенсивность фотосинтеза у водорослей по сравнению с цветковыми водными растениями. С другой стороны, несмотря на то, что механизм фотосинтеза закреплен в процессе эволюции, он все же, хотя бы в отдельных своих фазах, показывает огромную отзывчивость на изменения условий внешней среды (Бриллиант, 1947б). Так, например, известно, что температура оказывает влияние на темновую фазу фотосинтеза (Сапожников, 1940; Бриллиант, 1949а). Установлено (для двух видов *Chlorella*), что высокие концентрации углекислого газа действуют на фотосинтез тормозящим образом (Свешников, 1944), а в отсутствие нитратов у зеленых водорослей фотосинтез вообще останавливается (Сапожников, 1940). Влияют на ход фотосинтеза также условия анаэробиозиса и кислотности среды (Бриллиант, 1947а, 1949в). Таким образом, действие света как необходимого условия фотосинтетической реакции и действие прочих факторов находятся в тесной взаимозависимости и не могут быть резко друг от друга отграничены.

Помимо значения для фотосинтеза влияние света может сказываться также на течении некоторых других процессов, а также на морфологической изменчивости водорослей. Экспериментально доказано, что в отсутствие света у синезеленых водорослей снижается интенсивность фиксации атмосферного азота (Allisson a. Morris, 1930). По мнению К. Сухорукова, Е. Клинг и Д. Клячко (1935), в темноте прекращается образование биоса в зеленых клетках водорослей и происходит легкое вымывание его в среду. Согласно опытам В. И. Успенской (1936а, 1936б) над *Stigeoclonium tenue*, влияние силы света в сочетании с концентрацией нитратов сказывается на размерах клеток и обилии ветвления этой водоросли.

В литературе есть указания (Edlich, 1936) на то, что некоторые водоросли (например, *Stichococcus* и *Pleurococcus*), ведущие воздушный образ жизни, вообще не могут выносить даже временной инсоляции и что слабая интенсивность света (при относительно низкой температуре) является наиболее благоприятной для их роста.

Однако при оценке значения света как экологического фактора следует всегда иметь в виду не только количество его, но также и качество светового потока, действию которого подвергается растение. На необходимость этого указал еще А. Н. Данилов (1934, 1935а, 1935б, 1938, 1940) в своих классических работах, посвященных хроматической адаптации и роли растительных пигментов. Значение изучения качества светового потока особенно велико при всякого рода фитоценологических исследованиях. Из немногочисленных работ, в которых разбирается этот вопрос, наиболее интересными являются работы Л. А. Иванова (1946) и М. И. Сахарова (1949). Последний считает, что особенностями светового режима в лесу (автором были исследованы 5 лесных ассоциаций) являются мозаичность освещенности и непрерывная пульсация световых потоков, проникающих через полог леса вследствие раскачивания деревьев во время ветра. В связи с этим средняя освещенность под пологом леса при ветре, по наблюдениям автора, была больше, чем в тихую погоду. Ссылаясь на исследования ряда авторов, М. И. Сахаров (1949) отмечает, что прерывистый свет усиливает энергию фотосинтеза, ускоряет образование хлорофилла, спо-

собствует усилению роста и является особенно благоприятным для развития подпологовой флоры. Все это, относимое к высшим растениям, повидимому, в равной мере может быть отнесено и к водорослям, ведущим автотрофный образ жизни под пологом леса.

Л. А. Иванов (1946) также уделяет внимание мозаичности освещения под древесным пологом. Однако в разделе его работы, посвященном свету, затрагивается главным образом вопрос о спектральном составе лучей, поглощаемых и отражаемых древесной и травянистой растительностью. На основании своих наблюдений автор пришел к заключению, что кроны деревьев в лесу и в еще большей степени травянистая растительность на лугу сильно отражают физиологически мало ценные, не используемые для фотосинтеза лучи, причем из последних особенно сильно отражаются крайние красные и инфракрасные лучи.

Если при этом учитывать,что лучи, отраженные от живых зеленых листьев (так же как и пропущенные ими сквозь свои пластинки), обладают хотя и ослабленной, но все же значительной фотохимической активностью по отношению к хлорофиллу (Сидорин, 1948), то упомянутые выше данные Л. А. Иванова (1946) можно рассматривать как подкрепление гипотезы, уже в течение длительного времени обсуждающейся в литературе (Feher u. Frank, 1936, 1939, 1940; Baatz, 1939; Данилов, 1938, 1940; Бриллиант, 1947б, 1949а), о возможности фотосинтеза в лучах невидимой части спектра и, в частности, в инфракрасных лучах. В самом деле, если световой поток, падающий на кроны деревьев, при прохождении через их полог претерпевает столь сильные изменения, то очевидно, что всем растениям, живущим под этим пологом, приходится довольствоваться лишь теми лучами, которые смогли пройти сквозь листву или оказались от нее отраженными. Если мхи и травянистая растительность все же могут получать при этом хотя бы на короткое время небольшие порции прямой солнечной радиации, содержащей физиологически ценные лучи, то совершенно в ином положении находятся водоросли, обитающие под моховым покровом и в особенности те из них, которые живут в глубоких горизонтах почвы, значительно ниже дневной поверхности. Прежде всего, если даже допустить, что прямой солнечный свет все же достигает поверхности почвы (а такие случаи весьма вероятны вне лесных группировок и тогда, когда моховый и травянистый покров сильно разрежены), то следует иметь в виду, что проникновение его вглубь почвы, как об этом свидетельствуют немногочисленные пока данные опытов (Засухин, Кабанов и Неизвестнова, 1927; Болышев, и Манучарова, 1947) измеряется миллиметрами и и во всяком случае не превышает 1 см. Поэтому водоросли, обитающие более глубоко, а развитие их считается возможным до глубины приблизительно 2.8 м (9 футов 1 дюйм — Moore a. Carter, 1926), оказываются принужденными либо использовать для питания какие-то, возможно, и проникающие сюда, но невидимые лучи спектра, либо вообще перестроить свой способ питания и осуществлять его по гетеротрофному типу. Одна группа исследователей (Feher u. Frank, 1936, 1939, 1940; Данилов, 1938) считает, что водоросли в состоянии использовать инфракрасные, или какие-то иные, до настоящего времени не известные лучи, и что водоросли, обитающие в глубоких горизонтах почвы, могут вести автотрофный образ жизни. Другая группа авторов (Charpantier, 1903a; Dangeard, 1921; Bristol-Roach, 1926, 1927b, 1928; Baatz, 1939) склоняется к мнению, что в отсутствие света водоросли живут гетеротрофно. Которое из этих двух мнений более правильно — нельзя решить до проведения специальных экспериментов в природных условиях. Несомненно только то, что водоросли способны вегетировать при полном отсутствии света, что отмечалось

кроме перечисленных также и другими авторами (см., например: Grintzesco, 1903; Muenscher, 1923;[1] Petersen, 1932c, 1935). Данжар (Dangeard, 1921), например, культивировал *Scenedesmus acutus* в полной темноте в течение 8 лет. Поскольку, однако, данные многих из упомянутых исследователей свидетельствуют о различном поведении, а иногда и о частичном нарушении нормальной жизнедеятельности водорослей при содержании их в темноте, постольку можно заключить, что разным видам присущи разные способы приспособления к жизни в подобных условиях. Поэтому не исключено, что наиболее правильным следует считать мнение Н. Н. Болышева и Е. А. Манучаровой (1947) и М. М. Голлербаха (1953), допускающих существование у почвенных водорослей способности как к синтезу за счет лучей невидимой части спектра, так и к гетеротрофному образу жизни, а в случае нахождения их на поверхности — также и к осуществлению нормального фотосинтеза.[2]

Имея в виду все изложенное, свет, очевидно, нельзя признать решающим фактором в распределении почвенных водорослей по глубинам. Повидимому, то же самое следует учитывать при изучении распределения водорослей и в других местообитаниях, хотя, по мнению Густедта (Hustedt, 1937—1939), в отдельных случаях влияние света может сказываться на распределении диатомовых внутри биотопов. На состав флоры диатомовых свет, по его мнению, не влияет, что, повидимому, можно отнести и к прочим типам водорослей.

Тепловой режим. В свете новейших данных водоросли, не теряя жизнеспособности, способны переносить как чрезвычайно низкие, приближающиеся к абсолютному нулю, так и высокие, близкие к точке кипения воды, температуры.

Вопрос о температурных пределах жизни водорослей уже давно привлекает внимание исследователей.

Еще в начале текущего столетия А. А. Еленкин (1914) опубликовал сводную работу по термофильным водорослям, в которой он, на основании литературных данных и собственных наблюдений, устанавливает следующие верхние температурные пределы жизни водорослей, обитающих в горячих источниках: для синезеленых 85°, для зеленых 70°, для диатомовых — не менее чем 50° С.

В. Л. Комаров (1933, стр. 33) констатировал присутствие синезеленых водорослей в горячих ключах Камчатки при температуре 82°.

Различные данные о верхнем температурном пределе резюмировал Петерсен (Petersen, 1946), указавший, что все исследователи сходятся в мнении о большей выносливости в отношении высоких температур синезеленых по сравнению с зелеными и диатомовыми. Обрабатывая материалы шведской камчатской экспедиции 1920—1922 гг., он установил, что в горячих источниках Камчатки синезеленые вегетировали при температуре 77°, а зеленые — при 63° (в отношении диатомовых он сомневается, что они были найдены живыми при указанных в материалах экспедиции температурах). Несколько иные цифры (но очень сходные с приведенными выше цифрами А. А. Еленкина) сообщает Коплэнд в своей работе, посвященной водорослям горячих источников Иеллоустона.[3]

---

[1] Цит. по: Bristol-Roach, 1928.

[2] Выяснение роли инфракрасных лучей в жизни водорослей нуждается, между прочим, в особо тщательных и точно поставленных экспериментах, так как действие их на представителей других групп микроорганизмов может быть летальным. Так, например, в работе Е. Назаровой (1936) содержатся данные о бактерицидном и фунгицидном действии инфракрасных лучей.

[3] J. J. Copeland. Yellowstone thermal Myxophyceae. Ann. New York Acad. Sc., 36, 1936 — цит. по Петерсену (Petersen, 1946).

По наблюдениям этого автора, синезеленые встречались здесь при 85.2°, зеленые — при 50.5°С; наивысшим же пределом, при котором встречались диатомовые, была температура 50.7°. В отношении последней группы водорослей такой предел вполне согласуется с указанным А. И. Прошкиной-Лавренко (Диатомовый анализ, 1, 1949) и Кольбе (Kolbe, 1932), но несколько отличается от установленного Густедтом (Hustedt, 1937—1939), который считает, что границей жизнеспособности диатомовых является температура 45°. Таким образом, оказывается, что синезеленые способны выносить наиболее высокие температуры, причем температура 85.2°, повидимому, далеко не является крайним пределом их выносливости. По единственным имеющимся в литературе (полученным, кстати, более 35 лет тому назад) экспериментальным данным Гладе, сухие трихомы *Oscillatoria brevis* и сухие споры *Cylindrospermum licheniforme*, *C. muscicola* и *Nostoc* sp. переносили, сохраняя жизнеспособность, воздействие в течение 20 минут температуры 90°, в течение 10 минут — температуры 95°, а в течение 2 минут вынесли даже температуру 100°, т. е. иными словами, температуру кипения воды![1] Однако такая выносливость, несомненно, связана с тем, что споры были в сухом состоянии. По данным того же автора, споры во влажном состоянии могли выносить температуру лишь до 90°, а вегетативные клетки упомянутых видов *Cylindrospermum* и *Nostoc* sp. оставались живыми лишь при температуре, не превышающей 40° (при десятиминутном воздействии). Отсюда нетрудно сделать вывод, что тепловой фактор и фактор влажности довольно тесно между собою связаны.

Этот вывод, однако, не вполне подтверждается при рассмотрении вопроса о действии низких температур. Данные Гладе, экспериментировавшего с теми же видами синезеленых, в отношении низких температур сейчас уже значительно устарели. Но нельзя игнорировать установленного им факта, что споры одного из подопытных видов (*Cylindrospermum licheniforme*) переносили охлаждение до —80° С независимо от того, находились ли они в сухом или во влажном состоянии. Подобные же наблюдения проведены Эдлихом (Edlich, 1936) над некоторыми зелеными водорослями. На основании этих наблюдений он делает заключение, что главная причина гибели клеток при низких температурах лежит не в обезвоживании плазмы благодаря образованию льда, а в необратимом изменении ее структуры. Это мнение хорошо согласуется с результатами опытов А. М. Эмме (1947) по прижизненному охлаждению некоторых животных и растительных организмов. Автором доказано, что при глубоком охлаждении (даже до —200°), но лишь в том случае, если охлаждение произведено мгновенно, живое вещество остается живым, переходя в стеклообразное состояние или состояние витрификации, как называет его автор. При постепенном же охлаждении (или размораживании) после мгновенного охлаждения до очень низких температур живое вещество неизбежно отмирает вследствие того, что вода, переходя в кристаллическое состояние, вызывает молекулярные перестройки в плазме. Однако в природе никогда не наблюдается таких мгновенных смен температуры, и поэтому в естественных условиях едва ли можно ожидать перехода организмов в состояние витрификации. Но, как показывают наблюдения отдельных исследователей, некоторые низшие организмы в природных условиях могут оставаться живыми при температуре, значительно более низкой, чем точка замерзания воды. Так, по свидетельству Н. В. Болдыревой (1930), диатомовые водоросли могут

---

[1] R. Glade. Zur Kenntnis der Gattung Cylindrospermum. Cohns Beitr. z. Biol. d. Pfl., 12, 1914 — цит. по Петерсену (Petersen, 1935).

перезимовывать в водоемах, будучи вмерзшими в лед; оживление происходит через 10—15 минут после расплавления льда. С. А. Зернов и О. И. Шмальгаузен (1944), изучавшие планктон минеральных озер Казахстана, обнаружили некоторые водоросли в живом состоянии, без каких-либо явлений анабиоза, при температуре —5°; в условиях опыта встреченные авторами *Pyramimonas* sp. и *Dunaliella* sp. жили и плавали в капле воды, отсосанной пипеткой из мягкого льда, образовавшегося из воды соленых озер, охлажденной до —15°. Эти данные интересны тем, что плазма клеток упомянутых водорослей не была обезвожена, и тем не менее они оказались в состоянии противостоять столь значительному охлаждению.

В виде же апланоспор или иных покоящихся стадий выносливость водорослей кажется почти беспредельной. Так, например, Беккерель (Becquerel, 1936), после того как он сохранял высушенные почвенные пробы в течение 25 лет в безвоздушном пространстве, затем содержал их в течение 20 суток в жидком азоте (при температуре —190°) и от 7½ до 16 часов в жидком гелии (при температуре от —269 до —271.16°), а затем на материале этих проб поставил культуры в стерильных колбах, обнаружил в этих культурах развитие многочисленных видов водорослей, среди которых были представители всех типов.

Действие теплового фактора трудно отделить также от действия света: процесс фотосинтеза, в частности его темновая фаза, зависит от влияния температуры (Сапожников, 1940; Бриллиант, 1949а). В. А. Бриллиант приводит также данные некоторых авторов о снижении фотосинтеза ниже компенсационной точки у водорослей (морских) при температуре 17—22°.

В свете всего изложенного о действии высоких и низких температур на водоросли несколько парадоксально звучит утверждение Эдлиха (Edlich, 1936), что температуры поверхности коры деревьев, измеренные в природе, по степени и продолжительности могут быть смертельными для аэрофильных водорослей. Надо полагать, что он имеет в виду водоросли, которые находятся лишь в вегетирующем состоянии.

Такое многообразие данных свидетельствует прежде всего о широкой приспособляемости водорослей к тепловому режиму окружающей их среды. Поэтому было бы опрометчиво пытаться установить какую-то единую для всех водорослей оптимальную температуру, при которой всегда и неизменно наблюдалось бы их наиболее пышное развитие. Установление температурного оптимума возможно лишь для каждого вида в отдельности и связано, повидимому, с оптимальными температурами протекания тех или иных физиологических процессов.

Не исключена возможность, что почвенные водоросли при своем массовом развитии сами могут явиться причиной повышения температуры почвы. Так, например, по наблюдениям Д. Н. Засухина, Н. М. Кабанова и Е. С. Неизвестновой (1927), горизонт зеленоватого песка (место массового развития водорослей), залегавший на глубине 0.1—0.6 см (а иногда и более глубоко) под поверхностью наносных песков в пойме р. Оки, имел температуру, более высокую по сравнению с температурой воздуха на 1.25—1.75°. Интересно, что о таком же явлении, вызванном присутствием в почве грибов, в литературе также имеются некоторые данные (Шенников, 1943).

К и с л о т н о с т ь с р е д ы. Активная кислотность среды (pH), оказывая влияние на самые разнообразные жизненные процессы растений, является чрезвычайно важным по своему значению экологическим фактором. Действие его, однако, во многих случаях бывает очень трудно учесть как вследствие некоторой громоздкости аппаратуры, необходимой для точ-

ного определения pH, так и в силу того состояния постоянной подвижности ионно-молекулярных соотношений, которое свойственно почвенному раствору. Тем не менее в настоящее время имеется много данных, которые позволяют хотя бы в общих чертах выяснить значение активной кислотности для жизнедеятельности растений.

Водоросли в отношении действия на них активной кислотности изучались главным образом как обитатели водоемов. Водоросли же, живущие вне водоемов, лишь сравнительно недавно стали использоваться для наблюдений и экспериментов, имеющих целью выяснить влияние на них той или иной концентрации водородных ионов. Однако результаты таких исследований, полученные для гидрофильных водорослей, во многом могут быть перенесены также на представителей прочих экологических групп и в особенности на представителей группы водорослей почвенных.

Прежде всего необходимо отметить значение активной кислотности как одного из мощных орудий смещения процессов обмена клетки, на что указывают, например, И. Л. Работнова и И. В. Комова (1950). По данным В. А. Бриллиант (1949в), pH оказывает влияние также и на фотосинтез, причем увеличение значения pH за пределы 7, как правило, вызывает снижение фотосинтеза у некоторых высших водных растений и водорослей, хотя последние в этом отношении отличаются меньшей чувствительностью к увеличению щелочности среды. Как далее сообщает В. А. Бриллиант, pH является фактором, от изменений которого зависят как световые, так и темновые процессы фотосинтеза.

Е. Е. Успенский (1925) в свое время показал, что кислотность воды обусловливает бо́льшую или меньшую растворимость солей железа и, таким образом, определяет степень доступности для водорослей этого элемента, играющего, как известно, важную роль в жизни растительных организмов. Наличие связи концентрации водородных ионов с содержанием доступного железа подчеркивается также М. М. Голлербахом (1936), Э. Д. Рэсселем (1933), Петерсеном (Petersen, 1935) и Кольбе (Kolbe, 1932). Э. Д. Рэссель, например, указывает, что при pH, равном 5.5 и выше, соли железа выпадают в осадок. Следовательно, при постепенном изменении pH в сторону щелочности происходит сильное обеднение раствора солями железа, что может привести (при $pH > 9$) к практически полному их отсутствию в растворе. Таким образом, при $pH < 5.5$ растение может страдать от избытка железа, а при $pH > 9$ — от недостатка железа. По мнению М. М. Голлербаха (1936), это дает основание предполагать, что значения pH от 5.5 до 6.0 являются наиболее благоприятными для развития водорослей, так как в этом интервале избытка солей железа уже нет, а в то же время выпадение их из раствора еще существенно не влияет на развитие водорослей.

Из всего сказанного вытекает, что предпочтение теми или иными водорослями щелочной среды может служить косвенным указанием на меньшую требовательность их к присутствию солей железа. Весьма вероятно, что некоторые водоросли могли бы рассматриваться как индикаторы присутствия доступного железа в почве.

Литературные данные о приуроченности отдельных видов и групп водорослей к определенным значениям pH несколько противоречивы. Джон (John, 1942) и Лунд (Lund, 1945, 1947а) утверждают, что синезеленые, желтозеленые и диатомовые водоросли лучше развиваются на щелочных почвах, тогда как зеленые предпочитают почвы кислые. Свидетельством определенного тяготения к щелочным почвам синезеленых может служить преобладание их среди почвенных водорослей пустынь и степей,

о чем уже было сказано (см. стр. 70). Пюимали[1] пришла к выводу, что зеленые водоросли в общем лучше разрастаются на щелочных почвах, и лишь немногие виды (например, *Mesotaenium chlamydosporum*) ограничены в своем развитии почти исключительно кислыми почвами. Э. Д. Рэссель (1933), ссылаясь на работы других авторов, указывает, что среди зеленых водорослей некоторые виды могут доминировать в кислых, а другие — в щелочных почвах. О большой стойкости некоторых зеленых водорослей (живущих в водоемах, в частности спирогиры) по отношению к высоким pH сообщает Д. А. Шутов (1926). Он, между прочим, считает возможным применение таких терминов, как «ацидофобная» и «алкалифобная» группы водорослей. Пробный список кальцефильных и кальцефобных видов составлен также Джоном (John, 1942). А. А. Рихтер и К. И. Орлова (1928) считают весьма вероятным существование среди водорослей «кислотных» рас, однако полагают, что эти расы в своем приспособлении к определенным pH ограничены скорее с «кислой» стороны, чем со «щелочной». Густедт (Hustedt, 1937—1939) разделяет диатомовые в зависимости от их отношения к pH на следующие группы: алкалобионты, алкалофилы, индифференты, ацидофилы, ацидобионты. Однако здесь же он замечает, что в отношении щелочности бо́льшая часть диатомовых индифферентна, и если среди них можно все же найти формы кальцифильные, то существование кальцибионтов не доказано.

В принципе можно вполне согласиться с введением подобной классификации диатомовых по их отношению к кислотности среды, причем эта классификация, несомненно, может быть отнесена не только к диатомовым, но и распространена на все водоросли в целом. Но поскольку в настоящее время данных об отношении водорослей к pH еще очень мало, мы вряд ли сможем точно установить принадлежность той или иной водоросли к одной из упомянутых групп. Результаты настоящей работы позволяют отметить некоторую «ацидофобность» синезеленых *Amorphonostoc punctjforme*, *Anabaena variabilis* f. *tenuis*, *Microchaete tenera* и *Lyngbya amplivaginata*, которые были встречены лишь при pH 6.5—7.0. Только в пробе, имевшей сильно кислую реакцию (pH 3.5), была встречена всего лишь одна водоросль, которую по некоторым причинам не удалось точно определить и которая, с известным приближением, отнесена к *Anabaena minutissima*.[2] Имел угнетенный вид и слабо развивался *Microthamnion Kützingianum* в культурах проб, pH которых было равно 6.15—6.5. Последние две водоросли, повидимому, можно отнести к числу ацидофильных.

Следует отметить, что уже имеются попытки использовать приуроченность водорослей к определенным значениям pH в качестве систематического признака, что, например, делает Пашер (Pascher, 1937—1939, стр. 658) в отношении *Chlorobotrys polychloris*. Это, однако, едва ли может быть признано обоснованным. Можно говорить о предпочитании водорослью кислой или щелочной среды, можно говорить о благоприятном или неблагоприятном действии среды при том или ином значении pH, но нельзя забывать как связанности этого фактора с другими, так и большой пластичности водорослей в отношении окружающих условий. Последнее выражается, например, в изменении величины клеток в зависимости от степени кислотности среды. Тот же *Chlorobotrys polychloris* в наших культурах имел клетки мелкие в более кислой среде и крупные — в менее

[1] A. Puymaly. Recherches sur les Algues vertes aeriennes. Diss., Bordeaux, 1924 — цит. по Петерсену (Petersen, 1935).

[2] См. критическое примечание к этому виду в систематической части настоящей работы (стр. 96—97).

кислой. *Gloeotila protogenita* (?) обладала наиболее широкими нитями при реакции среды, близкой к нейтральной. *Anabaena variabilis* имела наиболее длинные клетки при pH 6.5—7.0. Во всех случаях, подобных перечисленным, исследователю необходимо бывает ответить на вопрос: какие размеры клеток водоросли являются нормальными и какие следует считать отклонением от нормы. Но решение этого вопроса требует длительных экспериментов с чистыми культурами, после чего лишь можно будет сделать сколько-нибудь точные заключения о концентрации водородных ионов, наиболее характерной для того или иного вида. Но даже и после этого использовать отношение к pH в качестве систематического признака можно лишь с большой осторожностью. Так, например, В. И. Успенской (1936а) установлено, что влияние pH на водоросли связано с их азотным питанием. Факты морфологической изменчивости водоросли *Heterococcus caespitosus* Visch. в результате взаимовлияния pH среды и находящихся в ней фосфатов приводит Фишер (Vischer, 1936). Случаи существования такой зависимости, очевидно, нельзя считать единичными — необходимы лишь дальнейшие исследования в этом направлении.

Фогг (Fogg, 1947) отмечает, что для фиксации азота некоторыми, способными к этому синезелеными водорослями наиболее благоприятной является слабо щелочная среда и что этот процесс прекращается при pH ниже 5.7.

Густедт (Hustedt, 1937—1939) считает, что концентрация водородных ионов обусловливает даже такое явление, как образование внутренней створки у диатомовых.

Концентрация водородных ионов принадлежит к числу тех экологических факторов, которые способны чрезвычайно сильно и быстро изменяться. При этом в основе изменений могут лежать не только причины чисто химического порядка, но также и интенсивность вегетации растительных организмов, а возможно, и видовой состав последних. Об изменениях pH в результате фотосинтеза и использования водорослями отдельных химических элементов приводится довольно много данных в литературе (Шутов, 1926; Засухин, Кабанов и Неизвестнова, 1927; Засухин, 1930; Kolbe, 1932; Горюнова, 1948а; Allisson и др., 1948). Для водоемов Д. А. Шутов устанавливает даже определенную взаимозависимость между сменами растительности и изменением кислотности среды. По его наблюдениям, зеленые водоросли (вместе с высшими водными растениями) увеличивают щелочность воды, чем создают условия для развития синезеленых водорослей, которые подщелачивают среду еще больше. Эти наблюдения интересны тем, что они проведены в естественной обстановке. В экспериментальных же условиях, как это подчеркивает С. В. Горюнова, вопрос об изменении кислотности среды в результате вегетации водорослей приобретает особо важное значение.

Культуры, использованные для настоящей работы, показали, что после вегетации водорослей реакция среды может изменяться как в кислую, так и в щелочную сторону. Определение pH в 17 культуральных колбах через $6^1/_2$ месяцев после постановки культур выявило следующее соотношение: в 12 колбах раствор подщелочился, а в 5 — подкислился (табл. 11).

Поскольку питательный раствор был приготовлен на почвенной вытяжке (буферность!), естественно было думать, что смещение pH вообще не будет иметь места. Отмеченное тем не менее смещение заставляет предполагать какое-то, явившееся, очевидно, результатом вегетации

Таблица 11

Изменения pH в культурах в результате вегетации водорослей

	Происхождение пробы	Значение pH			Количество видов водорослей, выявленных в отдельных культурах (колбах)				
		в пробе	в культуре при постановке 31 V 1948	в культуре после вегетации 15—20 XII 1948	синезеленые	зеленые	желтозеленые	диатомовые	всего
Еловый лес	Мох *Entodon Schreberi*	5.28	5.34	7.64	—	5	—	—	5
	A_0—A_1	3.92	4.05	3.76	—	4	—	—	4
			5.82	4.78	—	3	—	—	3
	A_1—A_2	4.46	4.36	7.52	1	4	—	—	5
			5.82	6.18	—	5	—	—	5
	A_2G	5.3	5.34	6.56	—	5	1	—	6
Сосновый лес	Мох *Sphagnum acutifolium*	5.04	4.83	6.95	1	3	—	—	4
	A_0	4.05	4.05	6.25	—	4	—	3	7
			5.82	5.94	—	2	—	—	2
	A_1	4.24	4.36	4.29	—	3	—	—	3
			5.82	5.15	—	4	—	—	4
	A_2	5.22	5.34	4.1	—	2	—	—	2
Суходольный луг	A_0	6.36	6.46	8.41	4	3	—	—	7
	A_1 (поверхность)	5.15	5.34	Выше 9	1	8	1	—	10
	A_1	5.15	5.34	Выше 9	1	6	—	—	7
	A_2	5.93	5.82	Выше 9	—	3	—	—	3
	BG	6.22	6.25	Выше 9	—	3	—	—	3

нарушение буферной системы. Другой трудно объяснимый факт: в 5 колбах, как сказано выше, смещение pH произошло не в щелочную сторону, чего можно было ожидать, имея в виду состав солей, внесенных в раствор при постановке культур (см. стр. 46—47), а в кислую. Это обусловлено, повидимому, какими-то особыми причинами, которые заключаются либо в особенностях почвенных горизонтов, на материале которых были поставлены культуры,[1] либо скорее — в своеобразии процессов обмена тех организмов, которые в культурах развивались. Так как культуры не были свободны от бактерий (а повидимому и от грибов), то в некоторых случаях, возможно, изменение реакции среды можно отнести на счет этих микроорганизмов. Основанием этому служит то обстоятельство, что в культурах, где водоросли не развивались вообще, изменение pH все же наблюдалось, причем оно выражалось смещением на 0.14—0.35 в кислую сторону. Однако бросается в глаза, что наибольшее подкисление (с 5.34 до 4.1) произошло в почвенной культуре (горизонт A_2 из соснового леса), где из водорослей развились всего две хламидомонады (Chlamydomonas oblongella и Ch. Peterfii), жизнедеятель-

[1] Следует обратить внимание, что в 4 случаях из 5 подкисление произошло в культурах, поставленных на материале, имевшем своим происхождением горизонты A_1 лесных почв.

ность которых, повидимому, и является одной из главных причин указанного подкисления. Интересно отметить, что в тех случаях, когда та же *Chlamydomonas oblongella* развивалась в культурах вместе с другими водорослями (например, в культурах почвенного горизонта A_1 из соснового леса и горизонта A_0—A_1 из елового леса), подкисление было меньшим, причем оно находилось в обратной пропорции с количеством конкурентов.[1] В остальных культурах лесных почв, где произошло подщелачивание среды, хламидомонад либо не было вовсе, либо они значительно уступали в числе другим видам водорослей. Сильное повышение pH в культурах луговых почв даже в тех случаях, когда в них превалировали хламидомонады, повидимому, все же связано также и с характерными особенностями этих почв, в частности с высокими значениями pH горизонтов A_2 и BG.

Так или иначе, все эти факты говорят о том, что водоросли своей жизнедеятельностью способны заметно изменять среду и этим оказывать влияние на ход почвенных химических процессов. Изменение среды осуществляется ими помимо фотосинтетической деятельности, очевидно, также путем выделения каких-то веществ, которые, возможно, для самих водорослей играют защитную роль в борьбе с другими микроорганизмами. На это указывали уже Н. И. Болышев и А. П. Мжельская (1952). Такие вещества с полным правом могут быть отнесены к категории так называемых антибиотиков, которые в настоящее время все больше и больше привлекают внимание исследователей. Литература, посвященная вопросу выделения в окружающую среду водорослями различных органических веществ, уже насчитывает целый ряд работ (Алеев, 1933, 1934; Голлербах, 1946б; Полянский, 1947; Горюнова, 1948б, 1949, 1950; Klosa, 1949; серия работ Пратта).

Однако изучение роли этих выделений, так же как и значение антибиотиков, действие которых, разумеется, может заключаться не только в изменении pH среды, — специальная область, рассмотрение которой выходит за рамки настоящей работы. Концентрация же водородных ионов, точнее, степень кислотности или щелочности среды, чем бы она ни была обусловлена, является могучим по своему действию экологическим фактором, в особенности для низших организмов. Влияние его на распределение и состав водорослей в почве нельзя отрицать, однако влияние это во многих деталях требует еще внимательного изучения. При этом следует иметь в виду, что кислотность среды нередко выступает также в качестве косвенно действующего фактора.

НЕКОТОРЫЕ ДАННЫЕ О ВОДОРОСЛЯХ ОБРАБАТЫВАЕМЫХ ПОЧВ

Хотя в задачи настоящей работы входило изучение водорослей только естественных растительных группировок, нельзя было не учесть того значения, которое водоросли могут иметь в фитоценозах культурных. Наиболее существенной, и едва ли не единственной, частью водорослевого населения культурных фитоценозов являются почвенные водоросли, присутствие которых на поверхности культивируемых почв можно заметить иногда даже невооруженным глазом. Интересно отметить, что значительная часть работ, посвященных почвенным водорослям, создана на материале именно культивируемых почв. Это несомненно

[1] Весьма вероятно, что конституционные, качественные, отличия конкурирующих видов тоже имели значение. В первом случае таковыми являлись прежде всего *Hormidium nitens* и *Chlorochytrium paradoxum*, во втором — *Chlorococcum humicola* и *Chlorella vulgaris*.

связано с тем, что изучение обрабатываемых почв по сравнению с изучением почв естественных позволяет исследователю располагать определенными преимуществами, которые заключаются 1) в обильном (иногда массовом) развитии водорослей и 2) в возможности точного установления внешних воздействий, которым подвергалась исследуемая почва, т. е., иными словами, в возможности полного учета тех факторов, влияние которых испытывали на себе водоросли.

Обильное развитие водорослей на обрабатываемых почвах обусловлено не столько увеличением количества видов, сколько увеличением количества особей. Число видов, так же как флористический состав водорослей, зависит прежде всего от генезиса данной обрабатываемой почвы. Совершенно необоснованным является утверждение Чепмэна (Chapman, 1941, стр. 299) о существовании какой-то космополитической формации водорослей культивируемых почв, насчитывающей всего около 64 видов.[1] Число видов может быть связано также со степенью удобренности почвы теми или иными веществами, что отмечено П. И. Балевым (1949) и довольно убедительно показано Гистлем (Gistl, 1933), хотя им же установлено, что в еще большей мере зависит от удобрения нарастание массы развивающихся водорослей. Так, по данным этого автора, если при внесении в почву полного минерального удобрения, содержащего азот, фосфор и калий, количество видов водорослей по сравнению с неудобренной почвой увеличилось приблизительно в 5 раз, то масса водорослей при этом условии возросла в 26 раз. По Бристоль-Роуч (Bristol-Roach, 1927а), число особей водорослей на удобренных участках значительно больше, чем на неудобренных, и может в отдельных случаях превышать 100 000 экземпляров на 1 г почвы, причем в среднем количество водорослей в навеске почвы с пшеничного поля было больше, чем в такой же навеске, взятой с поля, засаженного кормовой свеклой.

По новейшим данным (Штина, 1953), количество клеток водорослей в поверхностном слое почвы под озимой рожью может достигать 1 033 000 в 1 г. Наиболее высокую цифру, характеризующую живую массу водорослей в почве, — 130—160 кг на 1 га, — приводит М. М. Голлербах (1953).

Характерным свойством всякой почвы, как указывал В. Р. Вильямс, является ее плодородие, способность приносить урожай. В создании плодородия особенно велика роль почвенных микроорганизмов. Участвуя в разнообразных физико-химических процессах почвы, последние являются также разрушителями тех органических веществ, которые накапливаются в результате жизнедеятельности высших растений и самих микроорганизмов, а с другой стороны — выступают в роли созидателей важнейших неорганических веществ, служащих пищей для их симбионтов — высших растений.

Интересные факты взаимовлияния между ризосферой высших растений и развитием бактерий и грибов, являющиеся лучшей иллюстрацией к учению В. Р. Вильямса о симбиотрофном питании растительных организмов, установлены советскими учеными (Красильников, 1940а, 1940б, 1941, 1944а, 1944б, 1949; Березова, 1941, 1950; Доросинский и Лазарев, 1949; Афанасьева, 1950, и др.), а в отношении почвенных водорослей такие же данные приводятся Кацнельсоном (Katznelson, 1946). Он обнаружил, что ризосфера кормовой свеклы в конце вегетационного

---

[1] Чепмэн, повидимому, основывается на столь же неверных установках Бристоль (Bristol, 1920а), которые разобраны выше (см. стр. 70).

периода имела в своих пределах значительно большее количество водорослей, чем почва вне насаждения, и содержала на неудобренной почве 32 000, а на удобренной — 44 000 особей. В самое последнее время учет количества водорослей в ризосфере некоторых кормовых трав произведен Э. А. Штиной (1953). По ее данным, количество клеток водорослей в 1 г почвы из ризосферы клевера может достигать 152 000, а из ризосферы тимофеевки — даже 349 000.

В свете изложенного некоторые данные о водорослях обрабатываемых почв, полученные в результате настоящей работы, могут также представить известный интерес.

Материалом для исследования послужили два образца почв, один из которых был взят с поверхности овсяного поля, другой — с поверхности огородного участка, в течение многих лет использовавшегося для посадки картофеля. Овсяное поле было расположено приблизительно в 300 м к северу от описанной выше луговой ассоциации и, без сомнения, имело своим происхождением луговую группировку подобного типа. В день взятия образца (16 IX 1946) овес, уже вполне созревший, еще не был убран. Редко стоящие невысокие растения овса оставляли свободными значительные участки почвы. Слегка уплотненная поверхность таких, хорошо освещенных, участков местами была покрыта синевато-зелеными пятнами и зелеными крапинами и потеками, особенно хорошо заметными во время дождя, когда производился сбор. Значение pH на поверхности почвы было равно 6.5.

Огородный участок находился на окраине г. Ленинграда в 200 м от левого берега р. Невы, где он занимал пониженную территорию, ранее, повидимому, заливавшуюся полыми водами. Почва тяжелосуглинистая, при отсутствии дождей покрывающаяся с поверхности плотной корочкой, которая при длительной засухе растрескивается на округло-многоугольные отдельности. В течение нескольких лет в почву вносилась в качестве удобрения печная зола, что, очевидно, способствовало уменьшению кислотности почвы, особенно поверхностного ее горизонта. Значение pH, определенное в день взятия образца (25 VII 1946), было равно на поверхности 6.5, а на глубине 15 см 5.5. Как установлено ежегодными наблюдениями, к осени поверхность почвы покрывалась многочисленными налетами водорослей, среди которых в сентябре преобладающими были темнозеленые пленки *Cylindrospermum muscicola*, а в октябре — войлочные скопления *Vaucheria* sp.

Сравнение этих почв между собой показывает, что если по количеству населяющих их видов они примерно идентичны, то в отношении состава видов разница между ними довольно разительна. Только 30% видов являются для них общими: *Microcystis pulverea*, *Chlorococcum humicola*, *Chlorella vulgaris*, *Chlorobotrys polychloris*, *Heterothrix Bristoliana*, *Stauroneis Borrichii*, *Stauroneis aerophila*, *Pinnularia subcapitata*, *Pinnularia borealis*, *Hantzschia amphioxys* и *Nitzschia palea*. Число видов, встреченных исключительно на огородной почве, составляет 12: *Cylindrospermum muscicola*, *Chlamydomonas* sp., *Ulothrix tenerrima*, *Vaucheria* sp., *Eunotia praerupta* var. *muscicola*, *Eunotia septentrionalis*, *Cocconeis placentula* var. *euglypta*, *Diploneis minuta?*, *Stauroneis thermicola*, *Navicula contenta*, *Navicula contenta* var. *biceps*, *Pinnularia viridis* var. *diminuta*. На овсяном поле к числу таких видов принадлежат лишь 5: *Lyngbya amplivaginata*, *Muriella magna*, *Scotiella levicostata*, *Stauroneis anceps*, *St. anceps* f. *linearis*. Эта разница говорит о существовании во флоре водорослей каждой почвы определенных локальных особенностей. Такие особенности связаны, очевидно, с различным происхождением почв.

Интересно отметить присутствие на почве овсяного поля двух видов синезеленых, являющихся азотофиксаторами (*Amorphonostoc punctiforme* и *Anabaena variabilis*).

Культуры, поставленные на материале указанных почвенных проб, показали массовое развитие многих видов водорослей. Это безусловно является следствием засева большого количества диаспор водорослей, т. е., иными словами, может служить доказательством присутствия большого количества особей многих видов в самой почве.

Обильно развиваясь на почвах, в особенности на почвах обработанных и удобренных, водоросли выступают в качестве накопителей органического вещества, которое после их отмирания целиком поступает в почву и, таким образом, содействует повышению ее плодородия. Повышение плодородия почвы водорослями связано также со способностью некоторых синезеленых усваивать элементарный азот воздуха. Для *Nostoc muscorum* (=*Stratonostoc Linckia*), например, существование этой способности неопровержимо доказано весьма точным методом «учета меченых атомов» (Burris, Eppling, Wahlin a. Wilson, 1943). Зеленые, желтозеленые и диатомовые, повидимому, не в состоянии усваивать атмосферный азот, однако установлено (Вернер, 1935; Schlenker, 1937), что развитие зеленых водорослей стимулирует деятельность азотфиксирующих бактерий.

Обогащение почвы органическими веществами может происходить также путем прижизненного выделения их водорослями, о чем уже говорилось (см. стр. 89).

Выделения водорослей, очевидно, содержат какие-то стимулирующие вещества (см., например: К. Сухорукова, Е. Клинг и Д. Клячко, 1935), что может иметь большое значение для жизнедеятельности других почвенных организмов.

Наконец, водоросли наряду с бактериями и грибами могут находиться в весьма тесных симбиотических отношениях с корнями высших растений. Известны даже случаи образования альгоризы (обзор известных в настоящее время фактов о симбиотрофизме водорослей с высшими растениями см.: Новогрудский, 1950).

Таким образом, водоросли, широко распространенные также и в культивируемых почвах, являются существенным фактором в создании их плодородия. Поэтому изучение почвенных водорослей ни в коем случае не должно отставать от изучения прочих микроорганизмов, населяющих почву. Только лишь учитывая весь комплекс почвенных микроорганизмов и хорошо зная его видовой состав, на что, как правильно замечает Е. Н. Мишустин (1950, стр. 14—15), нас ориентировал В. Р. Вильямс, мы сможем активно вмешиваться в процесс создания плодородия почвы и управлять им в целях получения высоких урожаев.

СИСТЕМАТИЧЕСКИЙ СПИСОК ВОДОРОСЛЕЙ

При расположении в списке водорослей были приняты следующие системы: для синезеленых (*Cyanophyta*) — система А. А. Еленкина (1936—1949), для зеленых (*Chlorophyta*) — система Н. Н. Воронихина и Е. В. Шляпиной (1949), для желтозеленых (*Xanthophyta*) — система Пашера (Pascher, 1937—1939), для диатомовых (*Bacillariophyta*) — система авторов руководства «Диатомовый анализ» (Жузе, Забелина, Киселев, Порецкий, Прошкина-Лавренко, Шешукова, 1949—1950).

Каждый вид снабжен кратким диагнозом, а в некоторых случаях и примечанием, в котором, по возможности, отмечено поведение водо-

росли в культурах и данные о морфологии и биологии водоросли, полученные в результате собственных наблюдений и известные по литературным материалам.

При указании местообитания исследованные ассоциации для краткости обозначаются следующим образом: Piceetum myrtilloso-caricoso-hylocomiosum — «еловый лес», Pinetum mixto-vaccinioso-sphagnosum — «сосновый лес», Agrostidetum leontodontosum — «луг». Указанные в скобках номера проб соответствуют таковым общего списка проб, помещенного на стр. 42—44.

Тип *CYANOPHYTA*

Порядок **Chroococcales**

1. **Synechococcus cedrorum** Sauv. Еленкин, 1938, Синезел. водор., I, стр. 33, фиг. 5.

Клетки одиночные, без каких-либо признаков наличия слизистых капсул или колониальной слизи, эллипсоидные, некоторые слегка неправильные, бледно-сине-зеленые, 3.1—4.1 μ длины, 2 μ ширины.

Вид встречен только на стволах взрослых сосен вместе с *Pleurococcus Naegelii*.

Сосновый лес: на слущивающейся корке стволов сосны на высоте около 1 м (пробы 22, 24).

2. **Microcystis pulverea** (Wood) Elenk. Еленкин, 1938, Синезел. водор., I, стр. 117, фиг. 31, а, b.

Колонии микроскопические, шаровидные, удлиненные или, чаще, неправильной формы, ясно очерченные или расплывающиеся, бледно-сине-зеленого, розоватого, сиреневого или даже бледновишневого цвета, что обусловлено окраской составляющих их клеток. Клетки правильно округлой формы, 1—3 μ в диаметре, расположены в колониальной слизи более или менее рыхло.

В культурах эта водоросль предпочитала обычно твердые субстраты, встречаясь на поверхности агара, на боковых стенках колбы, главным образом выше уровня питательного раствора, но в отдельных случаях встречалась также в пленке, затягивавшей поверхность раствора, где иногда обрастала протонему. Единичные случаи ее обитания в погруженном состоянии также всегда были связаны с обрастанием протонемы или каких-либо мертвых остатков растений.

Сравнительное изучение материала, встреченного в культурах, показало его некоторую неоднородность, на основании чего можно предположить, что мы имеем здесь дело с несколькими формами *Microcystis pulverea*. Однако точное разграничение форм вследствие простоты строения этой водоросли и недостаточности литературных данных в отношении ее биологии оказывается чрезвычайно затруднительным. По признанию А. А. Еленкина (1938, стр. 122), выделение форм у этого вида, принятое в его монографии, является пока до некоторой степени гипотетическим и основывается иногда на неустойчивых или не вполне надежных признаках. Поэтому при невозможности применения специальных методов изучения этих форм (например, постановкой чистых культур собранного в разнородных местообитаниях материала) в настоящей работе, несомненно, будет более правильным принять вид в его широком понимании. Из этих соображений было решено оставить *Microcystis pulverea* в систематическом

списке настоящей работы лишь в качестве видовой номенклатурной единицы.

Еловый лес: на зеленых мхах, pH 5.0 (пробы 6, 7, 8, 9, 10, 11); на сфагновых мхах, pH 4.0—5.0 (пробы 12, 13, 15); в почве на глубине 0—5 см, pH 3.5—5.0 (пробы 16, 17). Сосновый лес: на зеленых мхах, pH 4.0—5.0 (пробы 26, 27, 28, 29, 30, 31); на сфагновых мхах, pH 4.0—5.04 (пробы 32, 33, 34); в почве на глубине 10 см, pH 4.0—4.5 (проба 36). Луг: в почве на глубине 0—10 см, pH 5.15—7.0 (пробы 41, 43, 44, 48). Овсяное поле: на поверхности почвы, pH 6.5 (проба 54). Огород: на поверхности почвы, pH 6.5 (проба 55).

3. **Aphanothece saxicola** Naeg. Еленкин, 1938, Синезел. водор., I, стр. 149.

Клетки эллипсоидные, бледно-сине-зеленые, связанные бесцветной студенистой слизью в продолговатую, неправильной формы колонию, где они разбросаны в беспорядке. Размеры клеток: длина 4 μ, ширина 2 μ.

Встречена только одна колония среди скоплений *Pleurococcus Naegelii* в одной пробе, взятой на стволе взрослой сосны.

Из форм, приводимых в монографии А. А. Еленкина (1938, стр. 151), эта водоросль наиболее близка к f. *typica*, к каковой ее и следует, несомненно, отнести. Воздушный образ жизни, повидимому, ей свойствен, хотя на стволах деревьев она до настоящего времени не была найдена.

Сосновый лес: на слущивающейся корке ствола сосны на высоте около 1 м (проба 24).

Порядок **Nostocales**

4. **Amorphonostoc punctiforme** (Kütz.) Elenk. Еленкин, 1938, Синезел. водор., I, стр. 556, фиг. 173, 174.—*Nostoc punctiforme* (Kütz.) Hariot. Petersen, 1935, Dansk. bot. Ark., 8, 137; Голлербах, 1936, Тр. Бот. инст., II, 3, стр. 194.

Колонии линейные, продолговатые, овальные, иногда неправильной формы, с одной или несколькими перетяжками, 28.8—143. 1 μ длины, 18.0—81.8 μ ширины, или шаровидные, 46.0—150.6 μ (в отдельных случаях до 1 мм) в диаметре, одетые довольно плотной бесцветной слизью. Трихомы бледнооливковые, с фиолетовым оттенком, сильно извитые и чрезвычайно тесно переплетенные (отчего колонии выглядят часто как бесструктурные черные пятна), иногда распадающиеся на отдельные клетки, что придает колониям зернистую структуру. Клетки различной формы: от сплюснуто-бочонковидных и неправильно округлых до почти квадратных с закругленными углами, 2.8—5.2 μ длины, 3.1—5.4 μ ширины. В преобладающем большинстве случаев ширина их превышает длину. Гетероцисты столь же разнообразны по форме, но несколько крупнее: 4.2—6.3 μ длины и 4.9—7.3 μ ширины. Споры, наблюдавшиеся только один раз в культуре на агаре, имеют округлую форму, 7.2 μ в диаметре (рис. 1).

Эта водоросль, легко находимая уже при микроскопическом просмотре свежесобранного материала, развивалась в культурах одинаково хорошо как на твердой (агаровой), так и в водной среде. Ее колонии встречались среди других водорослей в пленке, затягивавшей поверхность раствора, а также входили в состав слизистых наплывов, образованных пальмеллевидными стадиями *Chlorococcum*, *Chlamydomonas* и некоторых других водорослей на поверхности боковой стенки колбы. В погруженном состоянии она встречалась обычно лишь в виде гроздевидных скоплений (коккоид-

ная стадия), опоясывавших нити протонемы, а в одной культуре — нити *Ulothrix variabilis*. Нельзя с уверенностью сказать, является ли здесь *Amorphonostoc punctiforme* только эпифитом или в данном случае имеют место симбиотические отношения. Последнее предположение более обосновано, так как в литературе имеются данные об участии этого вида в лишайниковом симбиозе и в симбиозе с высшими растениями, причем в этих случаях *Amorphonostoc punctiforme* представлен всегда коккоидной стадией (Данилов, 1927).

Значение этого вида как симбионта связано, повидимому, с его способностью фиксировать свободный азот атмосферы (Drewes, 1928).

Луг: в почве на глуб. 0—0.5 см. pH 5.15—7.0 (пробы 41, 42, 43, 44, 45, 46). Овсяное поле: на поверхности почвы, pH 6.5 (проба 54).

5. **Anabaena variabilis** Kütz. Голлербах, 1936, Тр. Бот. инст., II, 3, стр. 200; Еленкин, 1938, Синезел. водор., I, стр. 695, фиг. 206; Petersen, 1935, Dansk. bot. Ark., 8, p. 138.

Рис. 1—2. *1 — Amorphonostoc punctiforme* (Kütz.) Elenk. (увел. 770); *2 — Anabaena variabilis* Kütz. (увел. 1000).

Трихомы темно-сине-зеленого цвета, прямые или более или менее извитые, без заметных слизистых влагалищ. Клетки чрезвычайно разнообразны по форме: почти правильно эллипсоидные, боченковидные, квадратные с закругленными углами, округлые, несколько сплюснутые в направлении продольной оси, конечные — полушаровидные или тупоконические, иногда резко отличающиеся по величине от остальных клеток трихома. Размеры клеток: длина 3.1—6.3 μ, ширина 4.2—5.2 μ; ширина конечных клеток в отдельных случаях около 3.5 μ. Гетероцисты округлые, иногда слегка сплюснутые, иногда, наоборот, слегка вытянутые, широко эллиптические, с толстой бесцветной оболочкой, часто мало отличающиеся по величине от вегетативных клеток, 4.2—7.2 μ длины, 4.2—6.3 μ ширины. Споры, встреченные только в одной культуре, имеют правильную эллиптическую форму, располагаются цепочками в различных частях трихома вне связи с гетероцистами. В их протоплазме заметны мелкозернистые включения. Размеры спор: длина 7—8.4 μ, ширина 5.2 μ (рис. 2).

Трихомы этой водоросли, часто встречавшиеся при просмотре свежего материала, в культурах образовывали рыхлые сплетения с другими водорослями в пленке, затягивавшей поверхность питательного раствора, однако особенно часто присутствовали в слизистых наплывах на боковых

стенках колб выше уровня раствора, где в некоторых случаях достигали массового развития.

Наибольшей длины клетки *Anabaena variabilis* в культурах достигали в условиях погруженного существования и при наивысших из имевших место значениях pH (6.5—7.0), что является подтверждением аналогичных наблюдений М. М. Голлербаха (1936, стр. 194—195, 201), сделанных им в отношении *Amorphonostoc punctiforme* и той же *Anabaena variabilis*. Клетки, нормальные по размерам, но эллипсоидные по форме, напоминающие благодаря этому по облику маленькие споры, встречались только в материале, собранном на мхах, т. е. в таких местообитаниях, где уменьшение испаряющей поверхности клетки, несомненно, может иметь существенное значение, а возможность превращения каждой клетки в покоящуюся спору может в некоторых случаях предотвратить гибель организма. Клетки, почти кубические (с закругленными краями), иногда с заметными перетяжками посредине, обусловленными интенсивно идущим процессом деления, наблюдались главным образом на твердых субстратах при достаточном количестве питательных веществ.

Этот вид, известный также как водный и даже солоноватоводный (Petersen, 1935), повидимому, хорошо приспособился к воздушному образу жизни, о чем говорят многочисленные находки его в почве (кроме вышеприведенных работ Голлербаха и Петерсена, см. также: Хахина, 1931; Мейер, 1937а; Штина и Болышев, 1951; Болышев и Манучарова, 1952; Штина, 1953; Esmarch, 1911, 1914; Phillipson, 1935; Lund, 1947a, и др.).

По данным Дрьюса (Drewes, 1928), этот вид обладает способностью усваивать атмосферный азот. Ди (De, 1939) доказал, что азотфиксатором является также вариетет этого вида *Anabaena variabilis* var. *ellipsospora*.

Еловый лес: на зеленых мхах, pH 5.0 (пробы 7, 8). Луг: в почве на глуб. 0—0.5 см, pH 6.15—7.0 (пробы 41, 42). Овсяное поле: на поверхности почвы, pH 6.5 (проба 54).

6. **Anabaena variabilis** Kütz. f. **tenuis** Pop. Попова, 1930, Изв. Главн. Бот. сада, XXIX, 3—4, стр. 259, табл. I, фиг. 2; Еленкин, 1938, Синезел. водор., I, стр. 701.

Трихомы по окраске и облику клеток совершенно подобны трихомам типичной формы, отличаясь от них лишь меньшими размерами клеток, гетероцист и спор. Размеры клеток: длина 2.1—5.4 μ, ширина 2.7—3.6 μ. Гетероцисты округлые, интеркалярные — иногда округло-квадратные или несколько прямоугольные, 4.2—5.6 μ длины, 3.1—4.5 μ ширины. Споры эллиптические, такие же, как у типичной формы, 5—7.2 μ длины, 4.5—5 μ ширины.

Во всех указываемых ниже местообитаниях f. *tenuis* встречалась всегда вместе с f. *typica*, от которой в отдельных случаях отличалась тем, что трихомы образовывали тесные пучки, окруженные довольно широким (до 30 μ) слизистым чехлом.

Луг: в почве на глуб. 0—0.5 см, pH 6.15—7.0 (пробы 41, 42). Овсяное поле: на поверхности почвы, pH 6.5 (проба 54).

7. **Anabaena minutissima** Lemmerm.? Еленкин, 1938, Синезел. водор., I, стр. 712.

Нити одиночные, свыше 100 μ длины, бледно-сине-зеленые, сильно извитые, без заметных слизистых влагалищ, несколько четковидные, что обусловлено формой клеток. Клетки эллипсоидные, лишь отдельные клетки шаровидные, с глубокими перетяжками в местах их соединений,

без псевдовакуолей, 0.7—1 μ длины, 1 μ ширины. Ни спор, ни гетероцист в материале обнаружено не было.

Отдельные нити этого, не вполне достоверного вида были встречены лишь в одной культуре, где они развивались в пленке на поверхности раствора среди нитей протонемы и в зеленых хлопьях в толще раствора, частично прикрепленных к скоплениям гумуса на дне колбы.

Ввиду малого количества, к тому же еще неполно представленного, материала точное определение данного вида оказалось невозможным. Единственный вид, к которому он, с некоторой долей вероятности, может быть отнесен, это *Anabaena minutissima* Lemmerm. Критерием, правда, не вполне достаточным, для этого может служить то обстоятельство, что *Anabaena minutissima* является видом, наиболее мелким из всех представителей рода *Anabaena*, хотя клетки ее, по диагнозу в монографии А. А. Еленкина, все же имеют диаметр около 2 μ. Совпадающими признаками являются отсутствие псевдовакуолей и слизистых влагалищ, а также, до некоторой степени, форма клеток, которые охарактеризованы в диагнозе как «почти шаровидные».

Не исключена возможность, что встреченные в культуре нити являются дегенерировавшими экземплярами какого-нибудь более крупного вида *Anabaena*.

В качестве обитателя садовой почвы *Anabaena minutissima* указывается (Phillipson, 1935) для Австралии.

Еловый лес: в почве на глуб. 4—5 см, pH 3.5 (проба 17).

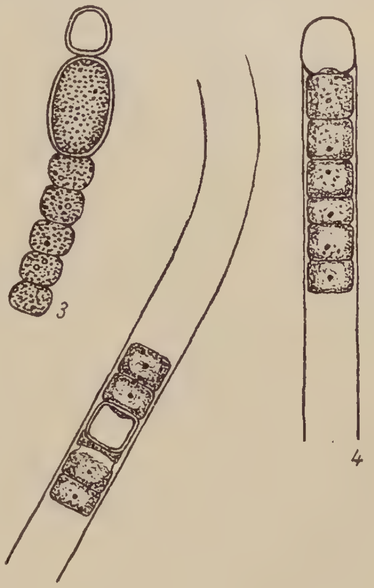


Рис. 3—4. *3 — Cylindrospermum muscicola* Kütz. (увел. 1000); *4 — Microchaete tenera* Thur. (увел. 1000).

8. **Cylindrospermum muscicola** Kütz. Голлербах, 1936, Тр. Бот. инст., II, 3, стр. 189; Еленкин, 1938, Синезел. водор., I, стр. 827.

Нити длинные, ярко-сине-зеленые, развиваются обыкновенно помногу вместе, образуя ярко окрашенные пленки и тяжи на поверхности субстрата. Клетки почти квадратные, с закругленными углами, 4.2—5.2 μ длины, 4.2—5.2 μ ширины. Гетероцисты расположены на концах нитей, округло-яйцевидные, 5.4—7.2 μ длины, 4.5—5.4 μ ширины. Споры лежат всегда за гетероцистой, овальные, иногда также слегка яйцевидные, с гладкой, окрашенной в коричневый цвет оболочкой, 12.5—18.0 μ длины, 8.1—9.0 μ ширины. Протопласт споры имеет зернистую структуру (рис. 3).

Этот вид встречен только в одной пробе, взятой на поверхности обрабатывавшейся в течение нескольких лет почвы, где он образовывал иногда видимые невооруженным глазом пленки. Предпочитает, повидимому, твердые субстраты и вневодный образ жизни. Так, в водных культурах в колбах, где толща питательного раствора достигала 1—2 см, он не развивался вовсе. В почвенной культуре в чашке Петри он показал заметное развитие только через 6 месяцев после постановки культуры, когда вода уже вся испарилась и в качестве субстрата могло быть использовано лишь слабо увлажненное стекло. Зато в агаровой культуре он был представлен особенно обильно, образовав сине-зеленый тяж на поверх-

ности стекла у границы агара, где присутствовал почти в чистом виде, лишь с примесью единичных экземпляров других водорослей. Интересно отметить, что образованная им поросль, интенсивно окрашенная вначале, по мере старения сильно бледнеет, сохраняя при подсыхании лишь светло-зеленый цвет.

Огород: на поверхности почвы, pH 6.5 (проба 55).

9. **Microchaete tenera** Thur. Еленкин, 1938, Синезел. водор., I, стр. 878, фиг. 251, 252.

Трихомы интенсивно сине-зеленые, с бесцветными, довольно плотными, сохраняющимися после выхода гормогониев влагалищами, одинаковой ширины (7.2 μ) на всем протяжении. Клетки 6.3 μ ширины во всех частях трихома, у базального его конца почти квадратные, по мере удаления от него укорачивающиеся. Длина клеток колеблется в пределах от 3.6 до 6 μ. Гетероцисты базальные и интеркалярные, и те и другие такой же ширины, как вегетативные клетки. Первые имеют неправильно округлую форму благодаря некоторому сужению своего внешнего конца и сильно выпрямленной стенке, прилежащей к вегетативным клеткам трихома; их длина равна 7.2 μ. Вторые почти квадратные. 5.4 μ длины. Споры в материале встречены не были (рис. 4).

Эта, по свидетельству А. А. Еленкина (1938, стр. 878), сравнительно редкая водоросль, известная в СССР из водных, главным образом болотного типа, местообитаний (Steinecke, 1916; Коршиков, 1928; Зауер, 1950б), была встречена всего в одной луговой пробе. Из случаев нахождения этой водоросли вне водоемов в настоящее время можно указать лишь нахождение ее Н. Н. Болышевым и Е. А. Манучаровой (1952) в солонцах и южных тяжелосуглинистых черноземах района низовья Дона. Ее форма, *Microchaete tenera* f. *minor* Hollerb., встречена упомянутыми авторами в том же районе в солончаках, а ранее была обнаружена М. М. Голлербахом (1936) в песчаных почвах Ленинградской области.

Луг: в почве на глуб. 0—0.5 см, pH 6.5—7.0 (проба 41).

Порядок **Oscillatoriales**

10. **Oscillatoria pseudogeminata** G. Schmid. Еленкин, 1949, Синезел. водор., II, стр. 1340.

Нити изогнутые, одиночные или образующие рыхлые сплетения, без перешнуровок в местах соединения клеток. Клетки почти квадратные или прямоугольные, с довольно толстыми поперечными перегородками, бледно-сине-зеленые, 1.3—2.4 μ длины, 1.2—2.7 μ ширины.

Обнаруженная всего лишь в трех поверхностных пробах, взятых на лугу и культурном поле, эта водоросль хорошо развивалась как в водных, так и в агаровых культурах, обвивая своими нитями другие водоросли или образуя среди них негустые, почти чистые сплетения.

Несмотря на несколько бо́льшие, чем указано в диагнозе А. А. Еленкина (1949, шир. 1.3—2.2 μ), пределы колебания ширины нитей, встреченная водоросль из всех известных мелких видов *Oscillatoria* все-таки ближе всего соответствует *Oscillatoria pseudogeminata*, характеризуясь постоянным соотношением ширины и длины клеток (1 : 1—2) и всегда явственными поперечными перегородками между последними. Существование у этого вида более широких нитей находит свое подтверждение в наблюдениях Т. Г. Поповой (1930), по данным которой ширина их может достигать 2.5 μ.

Судя по литературным данным, эта водоросль не принадлежит к числу широко распространенных, а в качестве почвенной водоросли до настоящего времени она вообще не была известна.

Луг: в почве на глуб. 0—0.5 см, pH 5.5—7.0 (пробы 41, 44). Овсяное поле: на поверхности почвы, pH 6.5 (проба 54).

11. **Phormidium foveolarum** (Mont.) Gom. Голлербах, 1936, Тр. Бот. инст., II, 3, стр. 206; Еленкин, 1949, Синезел. водор., II, стр. 1439, фиг. 427b; Petersen, 1935, Dansk. bot. Ark., 8, p. 134.

Трихомы длинные, с параллельными краями, сильно изогнутые, спутанные между собой, образующие на поверхности субстрата кожистые пленки сиреневого цвета. Влагалище едва заметно. Клетки бледно-сине-зеленые, с хорошо заметным центральным телом, почти квадратные, с ясными перетяжками в местах соединений, 1.2—1.8 μ длины, 1.2—1.8 μ ширины (рис. 5).

Обнаруженная всего в трех поверхностных пробах, взятых на лугу, эта водоросль в культурах развивалась в большом, иногда массовом, количестве, преимущественно ниже уровня раствора, где образовывала кожистые пленки, затягивавшие поверхность стекла и остатки высших растений.

Повидимому, *Phormidium foveolarum* является довольно распространенным почвенным видом. Однако он развивается главным образом в поверхностных слоях почв (см. также: Мейер, 1937а; Голлербах, 1936; Petersen, 1932а, 1935; Phillipson, 1935; Lund, 1947а) и, судя по литературным данным, нередко избирает в качестве местообитаний известковые субстраты (Petersen, 1935; Еленкин, 1949).

Опыты по выяснению способности этого вида к фиксации азота дали отрицательные результаты (De, 1939).

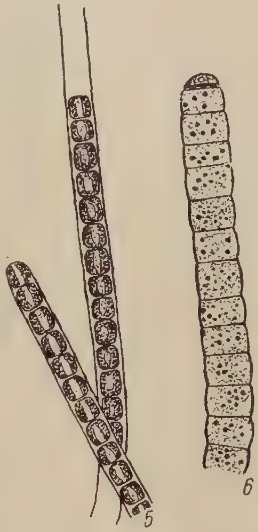


Рис. 5—6. *5 — Phormidium foveolarum* (Mont) Gom. (увел. 1700); *6 — Phormidium autumnale* (Ag.) Gom. (увел. 1000).

Луг: в почве на глуб. 0—0.5 см, pH 5.54—6.36 (пробы 42, 43, 45).

12. **Phormidium autumnale** (Ag.) Gom. Голлербах, 1936, Тр. Бот. инст., II, 3, стр. 210; Еленкин, 1949, Синезел. водор., II, стр. 1524, фиг. 449.

Трихомы довольно длинные, прямые, некоторые сильно суживающиеся к концам, грязно-зеленовато-оливкового цвета, иногда бледнозеленые, не образующие кожистых пленок. Влагалище более или менее ясно заметное, тонкое. Клетки прямоугольные, длина их почти всегда меньше ширины, с мелкозернистым протопластом, без перетяжек у поперечных перегородок. В некоторых трихомах конечные клетки несут закругленную калиптру. Размеры клеток: длина 3.0—5.6 μ (отдельные клетки от 2.8 μ), ширина 4.2—6.3 μ, причем ширина 6.3 μ преобладает (рис. 6).

В культурах эта водоросль развивалась одинаково хорошо как в водной среде, так и на агаре. В случаях массового развития трихомы ее вползали иногда по боковой поверхности колбы на высоту до 4 см. Развитию ее, повидимому, благоприятствует наличие органических веществ. Встреченная только в трех поверхностно-почвенных пробах, взятых на лугу и овсяном поле, в культурах она нередко обвивала своими трихомами отмирающие нити протонемы и полусгнившие части трав,

заполняя также внутренние полости почти разложившихся стеблей и продавливаясь в щели между мацерированными волокнами.

Без сомнения, этот вид является широко распространенной почвенной водорослью, встречающейся в разных частях света и обитающей в разнообразных экологических условиях, о чем свидетельствуют многочисленные литературные данные (Bristol, 1920a; Bristol-Roach, 1927a; Phillipson, 1935; Lund, 1947a; Голлербах, 1936; Мейер, 1937a; Болышев и Манучарова, 1946, 1947, 1952; Штина и Болышев, 1951; Болышев и Мжельская, 1952; Болышев и Тюрденева, 1953).

Луг: в почве на глуб. 0—0.5 см, pH 5.5—7.0 (пробы 41, 44). Овсяное поле: на поверхности почвы, pH 6.5 (проба 54).

13. **Symploca muscorum** (Ag.) Gom. Еленкин, 1949, Синезел. водор., II, стр. 1543, фиг. 456, 457,a; Petersen, 1935, Dansk. bot. Ark., 8, p. 135.

Трихомы неветвящиеся, в местах соединения клеток без перетяжек, ярко-сине-зеленые, с явственным, весьма плотным бесцветным влагалищем, 7—8.4 μ ширины. Толщина влагалища около 1 μ. Клетки квадратные и прямоугольные, с очень тонкими, едва заметными на протяжении трихома поперечными перегородками, 8.4—14.6 μ длины, 5—6.4 μ ширины.

Внутренние полости клеток заполнены большим количеством темных зернистых включений, отчего границы между отдельными клетками становятся еще менее ясными. Гормогонии, имеющие в длину около 75 μ, состоящие из 8—10 клеток, способны выходить наружу, прободая боковую стенку влагалища, что наблюдалось неоднократно. Конечные клетки их, так же как и конечные клетки трихомов, имеют закругленные концы (рис. 7).

Рис. 7. *Symploca muscorum* (Ag.) Gom. (увел. 800).

Эта водоросль, найденная всего в одном, но, повидимому, вполне характерном для нее местообитании, в культуре выделялась своим интенсивным сине-зеленым цветом, образовав на боковой стенке колбы выше уровня

раствора бросающееся в глаза яркое пятно около 3 см длины и около 1 см ширины. Кожистая пленка, образованная ее трихомами с примесью некоторых других водорослей, была чрезвычайно плотной.

Этот вид, широко распространенный почти во всех частях света, встречается весьма редко в СССР (Еленкин, 1949, стр. 1551), на территории которого для него отмечены лишь единичные находки.

Луг: в почве на глуб. 0—0.5 см, pH 6.36 (проба 43).

14. **Lyngbya amplivaginata** van. Goor. Еленкин, 1949, Синезел. водор., II, стр. 1612.

Нити сильно изогнутые, тесно переплетенные между собой, почти все время находящиеся в состоянии медленного извивающегося движения, грязнооливкового цвета, что обусловлено окраской влагалища. Влагалища довольно плотные, кожистые, однако сравнительно тонкие, 0.3 μ, в отдельных случаях до 0.6 μ толщины. Клетки квадратные или прямоугольные, с едва заметными перетяжками в местах их соединений, бледно-сине-зеленые, 2.4—3.0 μ длины, 2.4 μ ширины. Конечные клетки закругленные, такой же величины, как остальные.

Встреченная в одной пробе, взятой на культурном поле, эта водоросль в массовом количестве развилась только в водной среде, на агаре же была представлена весьма скудно. Особенно хорошо она развивалась на стенке колбы ниже уровня питательного раствора. Здесь она хотя и не образовывала совершенно чистой поросли, но всегда была хорошо заметна даже невооруженным глазом благодаря характерной окраске, которую придавали ее нити пленке водорослей.

Характерная черта *Lyngbya amplivaginata* — трихомы, несколько отстоящие от стенок влагалищ, — постоянно наблюдалась у встреченной в культурах водоросли.

Овсяное поле: на поверхности почвы, pH 6.5 (проба 54).

Тип *CHLOROPHYTA*

Порядок **Volvocales**

15. **Chlamydomonas globosa** Snow.? Голлербах, 1936, Тр. Бот. инст., II, 3, стр. 220, табл. II, фиг. 2; Pascher, 1927, Volvocales in Süsswasserflora, 4, S. 192, Fig. 130a.

Клетки округлые или слегка эллипсоидные, с тонкой оболочкой, без носика. Хроматофор бледнозеленый, чашевидный с двумя крупными цельнокрайними боковыми лопастями, которые почти нацело заполняют полость клетки, оставляя лишь небольшой узкий просвет. Пиреноида и стигмы обнаружить не удалось. Жгутиков два, длина их осталась неустановленной. В пальмеллевидном состоянии, в каком эта водоросль главным образом и встречалась, клетки ее распределены в слизи неравномерно и в различных положениях, отчего порой создается впечатление, что клетки имеют несколько неправильную форму. Это заблуждение, однако, сразу же рассеивается, как только какая-нибудь клетка приходит в движение и высвобождается из слизи. Размеры клеток: длина 4.5—6.3 μ, ширина 3.6—5.8 μ.

О принадлежности этой водоросли, встреченной всего в шести пробах, к данному виду приходится говорить с большой осторожностью, так как даже те, далеко неполные, данные о ней, которые получены на основании просмотра культур, не находятся в полном соответствии с диагнозами, приведенными в цитированных выше работах.

Еловый лес: на зеленых мхах, pH 5.0 (пробы 4, 6, 9); в почве на глуб. 0—3 см, pH 5.0 (проба 16). Луг: в почве на глуб. 19—20 см, pH 5.93—6.15 (пробы 49, 50).

16. **Chlamydomonas intermedia** Chodat? Pascher, 1927, Volvocales in Süsswasserflora, 4, S. 203, Fig. 141.

Клетки широко эллипсоидные, на полюсах закругленные, с тонкой оболочкой, прилежащей к протопласту или слегка отстоящей от него, без носика. Хроматофор интенсивно зеленый, глубоко чашевидный, имеющий в основании примерно такую же ширину, как в боковых частях, которые доходят до верхнего конца клетки, иногда заполняя ее на две трети. Пиреноид один, расположенный близ центра клетки, в некоторых случаях слегка сдвинутый к боковой стенке. Размеры клеток: длина 13.5—21.9 μ, ширина 9.4—16.7 μ (рис. 8).

Рис. 8—11. *8 — Chlamydomonas intermedia* Chodat? (увел. 840); *9 — Chlamydomonas Peterfii* Gerloff (увел. 1000); *10 — Chlamydomonas Snowiae* Printz (увел. 600); *11 — Chlamydomonas oblongella* Lund (увел. 1000).

Встреченная в 20 почвенных и моховых пробах, эта водоросль не может быть с уверенностью отнесена к *Chlamydomonas intermedia*, во-первых, по причине отсутствия некоторых морфологических данных, которых не удалось получить по материалам ни одной из просмотренных культур (например, длина жгутов), но которые совершенно необходимы для точного определения, а во-вторых, вследствие несовпадения имеющихся данных с признаками, приводимыми в диагнозе.

Еловый лес: на зеленых мхах, pH 5.0 (пробы 4, 7, 9, 10, 11); на сфагновых мхах, pH 4.0—4.5 (пробы 14, 15); в почве на глуб. 0—3 и 8—25 см, pH 3.92—5.3 (пробы 16, 18, 19, 20). Сосновый лес: на зеленых мхах, pH 4.0—5.0 (пробы 27, 28, 29, 31); в почве на глуб. 15 см, pH 4.0 (проба 37). Луг: в почве на глуб. 0.5—20 и 50 см, pH 5.46—6.15 (пробы 45, 47, 50, 53).

17. **Chlamydomonas Peterfii** Gerloff, 1940, Arch. f. Protistenk., 94, 3, S. 377, Fig. 35.

Клетки яйцевидные, овальные, реже почти округлые, с тонкой оболочкой, без носика. Хроматофор чашевидный, чаще с базальным, реже с боковым утолщением, с одним хорошо заметным пиреноидом, лежащим в утолщенной его части. Стигма и ядро не отчетливы. Жгуты по длине примерно равны длине клетки. Размеры клетки: длина 8.1—14.6 μ, ширина 5.4—10.5 μ; молодые, только что разделившиеся клетки имеют длину 7—8 μ, ширину 4.2—5.4 μ (рис. 9).

Эта водоросль, встречавшаяся преимущественно в пробах, взятых в глубоких слоях почв, иногда могла быть обнаружена уже в свежесобранном материале, а в культурах развивалась одинаково хорошо как на агаровой, так и в жидкой среде.

Еловый лес: в почве на глуб. 18—25 см, pH 4.46—5.3 (пробы 19, 20). Сосновый лес: на сфагновых мхах, pH 4.05—4.5 (пробы 32, 33, 35); в почве на глуб. 10—15 и 24 см, pH 4.0—5.22 (пробы 36, 37, 39). Луг: в почве на глуб. 0—19 и 50 см, pH 5.15—6.22 (пробы 42, 46, 48, 49, 52).

18. **Chlamydomonas Snowiae** Printz. Lund, 1947b, New Phytol. 46, p. 189, fig. 1, B—H; Gerloff, 1940, Arch. f. Protistenk., 94, 3, S. 412, 455, Fig. 47. — *Chlamydomonas communis* Snow., Bristol, 1920a, Ann. of Bot., XXXIV, p. 72, fig. 11, 1—7.

Клетки широко эллипсоидные, закругленные на концах, со сравнительно толстой оболочкой, образующей на переднем конце небольшой туповатый носик. Хроматофор глубокочашевидный, с сильно утолщенной базальной частью, а в некоторых случаях и боковыми частями, с отчетливым пиреноидом, расположенным близ центра клетки. Стигма неясна. Жгуты обнаружить не удалось, так как водоросль наблюдалась преимущественно в неподвижной стадии. Размеры клеток: длина 10.8—15.0 μ, ширина 9.0—11.5 μ. В одном случае был обнаружен более крупный экземпляр, имевший 18.0 μ в длину и 14.4 μ в ширину (рис. 10).

Этот вид встречен только в четырех пробах из соснового леса, взятых в подушке сфагна и в сфагновом торфе. Развивался хорошо и в водных, и в агаровых культурах, используя в качестве субстрата поверхность раствора и агара, боковые стенки колбы, а в одной культуре был найден заполняющим гиалиновые клетки сфагна.

В основной своей массе клетки этой водоросли были несколько крупнее, чем указано в диагнозе Лунда (длина 11—13 μ, ширина 7.5—10 μ), но, однако, вполне укладывались в размеры, даваемые Герлофом (длина 10—15 μ, ширина 6—13 μ). Этот вид чрезвычайно близок как по размерам, так и по многим другим признакам к *Chlamydomonas pluristigma* Bristol (1920a, стр. 72, фиг. 11, *8—14*), самостоятельность которого еще признается Пашером (Pascher, 1927, стр. 226) и Джемс (James, 1935, стр. 522), но который позднее (Gerloff, 1940) переводится в ранг разновидности *Chlamydomonas Snowiae*. Против этого, пожалуй, нельзя возражать, так как, судя по рисункам той же Бристоль (Bristol, 1920a), *Chlamydomonas pluristigma* Bristol и *Chlamydomonas Snowiae* Printz (=*Chlamydomonas communis* Snow.) чрезвычайно сходны между собой, отличаясь лишь немного размерами и количеством стигм. Правда, Пашер прибавляет к этому еще разницу в длине жгутов, но, повидимому, этот признак в той же мере, как и все другие, подвержен у *Chlamydomonas Snowiae* сильной изменчивости, которая специально изучалась Герлофом (Gerloff, 1940) и которая, по его свидетельству, свойственна этому виду.

Сосновый лес: на сфагновых мхах, pH 4.5 (пробы 32, 33); в почве на глуб. 10—15 см, pH 4.0—4.5 (пробы 36, 37).

19. **Chlamydomonas oblongella** Lund, 1947b, New Phytob., 46, 2, p. 192, fig. 2, L—Q.

Клетки продолговатые или удлиненно-эллиптические, с почти параллельными краями, более старые — удлиненно-яйцевидные. Оболочка тонкая, снабженная у верхнего конца клетки едва заметным, слабо выемчатым носиком. Хроматофор чашевидный, без базального утолщения, с цельными, в некоторых случаях слабо лопастными, краями, доходящими, как правило, до верхнего конца клетки. Пиреноид расположен всегда несколько сбоку от продольной оси клетки, иногда приближен к ее верхнему концу, не во всех случаях ясно заметен, в некоторых клетках, однако, чрезвычайно отчетлив и настолько велик, что кажется выходящим за пределы хроматофора. Стигма отсутствует. Жгуты по длине приблизительно равны длине клетки или немного короче нее. Размеры клеток: длина 10.5—15.6 μ (в одном случае 18.8 μ), ширина 4.5—8.4 μ (в одном случае 9.9 μ). Молодые, недавно разделившиеся, клетки имеют длину 9.4—9.9 μ, ширину 4.2—5.2 μ (рис. 11).

Некоторые данные о морфологии и поведении в культурах этого нового для почв СССР вида уже были опубликованы нами ранее (Зауер, 1953).

Еловый лес: на зеленых мхах, pH 5.0 (пробы 7,9); на сфагновых мхах, pH 4.0—4.5 (пробы 14, 15); в почве на глуб. 0—25 см, pH 3.5—5.3 (пробы 16, 17, 18, 19, 20). Сосновый лес: на зеленых мхах, pH 4.0—5.0 (пробы 27, 28, 29, 31); на сфагновых мхах, pH 4.05—4.5 (пробы 32, 33, 35); в почве на глуб. 10—24 см, pH 4.0—5.22 (пробы 36, 37, 38, 39). Луг: в почве на глуб. 0—10 см и 50 см, pH 5.15—7.0 (пробы 41, 44, 45, 46, 47, 48, 52). Овсяное поле: на поверхности почвы, pH 6.5 (проба 54).

20. **Chlamydomonas** sp. Клетки округлые или овальные, около 7 μ в диаметре.

Эта хламидомонада наблюдалась только в пальмеллевидном состоянии. Содержимое ее клеток было сильно разрушено. В некоторых клетках можно было заметить крупные каплеобразные включения.

Встречена только в одной культуре.

Огород: на поверхности почвы, pH 6.5 (проба 55).

Порядок **Tetrasporales**

21. **Coccomyxa dispar** Schmidle, 1901, Ber. Deutsch. Bot. Ges., XIX, S. 20, Taf. I, Fig. 6—25.

Клетки сильно варьирующие по форме, эллипсоидные, яйцевидные, иногда неравнобокие или с несимметрично загнутыми концами, широко закругленные или слегка оттянутые на полюсах, образующие обычно плоские или объемные слизистые скопления. Преобладающими являются широко эллипсоидные клетки. Хроматофор стенкоположный, редко занимающий больше половины полости клетки, бледнозеленый, без пиреноида. Размножение только делением клетки путем образования косо лежащей перегородки. Размеры клеток: длина 5.2—9.8 μ, ширина 2.8—6.3 μ (рис. 12).

Встреченная в девяти пробах, эта водоросль в культурах наиболее хорошо развивалась в водной среде. Массовое развитие ее на агаре наблюдалось только в одном случае, причем вторым компонентом сообщества был другой вид этого же рода — *Coccomyxa solorinae* Chodat.

За сравнительно короткое время после описания его Шмидле *Coccomyxa* оказался расчлененным на довольно большое количество видов, число которых, согласно монографии Яага (Jaag, 1933), составляет 34. Приходится, однако, признать, что даже несмотря на существование упомянутой монографии систематика этого рода в настоящее время сильно запутана. Выяснение внутриродовых связей и целесообразности сохранения самостоятельности отдельных видов, несомненно, требует особого исследования.

Во всяком случае *Coccomyxa dispar* Schmidle является наиболее хорошо установленным видом этого рода, признаваемым почти всеми исследователями, которые в какой-либо мере соприкасались с ним в своей работе. Причиной этому, повидимому, является то, что, будучи описан в свое время автором в качестве первого и, к тому же, единственного представителя рода, этот вид сконцентрировал в себе все характерные признаки последнего, в то время как многие виды, описанные позднее, выделялись нередко на основании признаков, выходящих за пределы родового диагноза, что, разумеется, отнюдь не способствовало внесению ясности в систематическое положение этой водоросли.

Поэтому, несмотря на то что *Coccomyxa dispar* Schmidle упоминается во многих работах, было наиболее правильным при определении этой водоросли обратиться к подлинному авторскому описанию, которому она вполне соответствует.

Еловый лес: на зеленых мхах, pH 5.0 (пробы 9, 10); в почве на глуб. 0—5 см, pH 3.5—5.0 (пробы 16, 17). Сосновый лес: на сфагновых мхах, pH 4.5 (пробы 32, 33); в почве на глуб. 10—15 см, pH 4.0—4.5 (пробы 36, 37). Луг: в почве на глуб. 0—0.5 см, pH 6.36 (проба 43).

22. **Coccomyxa solorinae** Chodat. Голлербах, 1936, Тр. Бот. инст., II, 3, стр. 236; Chodat, 1909, Polymorph. des Algues, p. 106, pl. XVII, Fig. R; pl. XIX, Fig. H.

Рис. 12—14. *12 — Coccomyxa dispar* Schmidle (увел. 1000); *13 — Coccomyxa solorinae* Chodat (увел. 1000); *14 — Chlorosphaera angulosa* (Corda) Klebs? (увел. 1000).

Клетки продолговатые, реже эллипсоидные или продолговато-яйцевидные, обычно прямые, с закругленными или тупыми, иногда слегка приостренными, концами, образующие слизистые скопления, или свободные, значительно более постоянные по форме, чем, например, клетки *Coccomyxa dispar* Schmidle. Хроматофор занимает около половины полости клетки, бледнозеленый, без пиреноида. Размеры клеток: длина 4.5—7.4 μ (отдельные клетки, обитавшие на стволах берез, имели длину около 4 μ), ширина 1.8—3.9 μ (рис. 13).

В культурах эта водоросль лучше развивалась на агаровой среде, где главным образом и было несколько раз отмечено ее массовое развитие. В некоторых случаях она была обнаружена на поверхности агара в чистом виде. Образованный ею в этих случаях налет имел темнозеленую окраску и крупичатое строение, напоминая брызги зеленой краски. На боковой поверхности колбы слизистые пленки этой водоросли затягивали промежутки между перекрещивающимися нитями протонемы. Кроме того, она часто наблюдалась в виде скоплений свободных, не связанных слизью, клеток, хотя иногда это могло явиться следствием разрушения сравнительно тонкой слизистой пленки при приготовлении препарата.

Coccomyxa solorinae, как самостоятельный вид, получивший право на существование в начале нынешнего века (Chodat, 1909), является, несомненно, широко распространенным видом. Лишь трудности, связанные с определением представителей рода *Coccomyxa*, являются причиной того,

что мы в настоящее время имеем мало точных указаний о его встречаемости, а это в свою очередь влечет за собой недостаточность наших сведений о его биологии.

Шода (Chodat, 1909) описал эту водоросль на основании материала, выделенного им из лишайника *Solorina saccata* (L.) Ach. Яаг (Jaag, 1933) в своей монографии помещает его в группу лишайниковых гонидий, не включая в число свободноживущих представителей этого рода.

Между тем в литературе, главным образом посвященной почвенным водорослям, можно встретить отдельные указания на случаи, когда *Coccomyxa solorinae* была обнаружена живущей свободно, вне лишайникового симбиоза. Прежде всего сам автор, описавший эту водоросль, собирал ее также на берегах Женевского озера. Позднее Бристоль (Bristol, 1920a) нашла ее в почвах Англии. Водоросль, упоминаемая в списке Джемс (James, 1935) под названием «*Coccomyxa* sp.», несомненно, тоже принадлежит к *Coccomyxa solorinae* Chodat, что явствует из описания и из рисунка (James, 1939, фиг. 1, А—С) и что склонен предполагать и сам автор (James, 1935, стр. 524); некоторое сомнение вызывает лишь присутствие в материале клеток почти округлой формы, а также ненормально широких (до 5.4 μ). В СССР *Coccomyxa solorinae* Chodat была впервые найдена М. М. Голлербахом (1936) в почвах Ленинградской области. Наконец, недавно эта водоросль была обнаружена автором настоящей работы (Зауер, 1950б) в одном из верховых болот Ленинградской области.

Не исключена возможность, что к *Coccomyxa solorinae* Chodat следует отнести также неопределенный вид «Species *F*», содержащийся в списке миссурийских почвенных водорослей Мура и Картера (Moore and Carter, 1926), а также водоросли, фигурирующие под названием «*Coccomyxa* sp.» и «*Coccomyxa A*» в работе Лунда (Lund, 1947a, стр. 48, фиг. 2, e, g) по почвенным водорослям Англии.

Таким образом, оказывается, что эта водоросль вполне способна существовать вне лишайникового симбиоза и, повидимому, распространена гораздо шире, чем считалось до сих пор.

Еловый лес: на зеленых мхах, pH 5.0 (пробы 4, 6, 7, 8, 9, 10, 11); на сфагновых мхах, pH 4.0—5.0 (пробы 12, 13, 15); в почве на глуб. 0—8 см, pH 3.5—5.0 (пробы 16, 17, 18). Сосновый лес: на стволах молодых *Betula verrucosa* (проба 25); на зеленых мхах, pH 4.0—5.0 (пробы 26, 27, 28, 29, 30, 31); на сфагновых мхах, pH 4.5 (проба 32). Луг: в почве на глуб. 0.5 см, pH 5.15—5.5 (пробы 44, 46). Овсяное поле: на поверхности почвы, pH 6.5 (проба 54).

23. **Chlorosphaera angulosa** (Corda) Klebs? Lemmermann, 1915, Tetrasporales in Pascher's Süsswasserflora, 5, S. 49, Fig. 31.— *Chlorosarcina minor* Gerneck, ibid., S. 48, Fig. 28.

Клетки в свободном состоянии округлые, реже слегка эллиптические (в одном случае даже с приостренными концами); связанные в пакеты — несколько сплющенные в местах соприкосновения друг с другом. Хроматофор интенсивно зеленый, глубоко чашевидный, с изрезанными или лопастными краями, стенкоположный, облегающий почти всю внутреннюю поверхность клеточной оболочки. Пиреноид почти во всех клетках чрезвычайно отчетлив. Диаметр клеток 5.4—11.5 μ; эллиптические клетки имели длину 5.4—9.6 μ, ширину 5.4—7.2 μ (рис. 14).

Развивавшаяся в культурах нередко в массовом количестве и в чистом виде, эта водоросль, к сожалению, никогда не образовывала зооспор, что только и могло бы служить единственным надежным признаком, отличающим ее от сходного во многих отношениях *Pleurococcus Naegelii*

Chodat. Тем не менее отнести ее к этому последнему виду тоже с уверенностью нельзя, так как здесь в свою очередь имеется несхождение ряда признаков. Так, например, против отождествления встреченной водоросли с *Pleurococcus Naegelii* или с другим каким-либо видом этого рода говорят: наличие у нее явственного пиреноида, который у типичного *Pleurococcus* отсутствует (Голлербах, 1936; Fritsch, 1935); сравнительно небольшой процент клеток, связанных в пакеты, даже при росте их на твердой, агаровой, среде; не «плеврококкоидный» вид пакетов, представляющих собой чаще всего плоские тетрады (см.: Lemmermann, 1915, фиг. 28 для *Chlorosarcina minor* Gerneck). Кроме того, то обстоятельство, что в культурах не наблюдалось образования зооспор, еще не позволяет утверждать, что они действительно отсутствуют у встреченной водоросли, и не дает права пользоваться при определении таким отрицательным признаком, ставя его в один ряд с теми, которые были констатированы.

С другой стороны, встреченная водоросль по всем остальным признакам оказывается идентичной *Chlorosphaera angulosa* (Corda) Klebs, причем как по размерам (правда с небольшим отклонением), так и по внешнему облику очень напоминает форму, описанную позднее Гернеком (Gerneck, 1907) в качестве самостоятельного вида *Chlorosarcina minor* установленного им же нового рода *Chlorosarcina*. Фишер (Vischer, 1933, стр. 10), а вслед за ним и Фрич (Fritsch, 1935, стр. 190, подстрочное примечание) считают нецелесообразным выделение отдельного рода *Chlorosarcina*. С этим действительно нельзя не согласиться, так как отличие *Chlorosarcina* от *Chlorosphaera*, судя по диагнозам Леммермана (Lemmermann, 1915), заключается только в наличии у первой прободенного хроматофора.

Все изложенное, таким образом, дает основание полагать, что *Chlorosphaera angulosa* (Corda) Klebs является тем видом, к которому с наибольшей степенью вероятности можно отнести встреченную в культурах водоросль.

Сосновый лес: на зеленых мхах, pH 4.5—5.0 (пробы 27, 31); на сфагновых мхах, pH 4.5 (проба 32). Огород: на поверхности почвы, pH 6.5 (проба 55).

Порядок **Chlorococcales**

24. **Chlorococcum humicola** (Naeg.) Rabenh. Голлербах, 1936, Тр. Бот. инст., II, 3, стр. 224; James, 1935, Beih. z. Bot. Centralbl., LIII, Abt. A., S. 524, Fig. 2, F—M; Brunnthaler, 1915, Protococcales in Pascher's Süsswasserflora, 5, S. 64, Fig. 1.

Клетки округлые (лишь молодые, еще не высвободившиеся из материнской оболочки, а также при их тесном расположении в агрегациях, иногда неравно тупоугольные), со сравнительно тонкой неслоистой оболочкой, одиночные или чаще в больших, неопределенной формы, объемных скоплениях. Хроматофор чашевидный, иногда занимающий почти всю внутреннюю сторону клеточной оболочки, нередко с несколькими крупными лопастями, яркозеленый. Пиреноид один, не всегда ясно различимый. Диаметр клеток 6.3—17.7 μ, в отдельных случаях до 30.7 μ.

Встреченная, за немногими исключениями, почти во всех пробах, часто легко распознаваемая уже при просмотре свежего материала, эта водоросль развивалась особенно пышно и обильно в водных культурах. На агаровой среде она развивалась значительно хуже; лишь в культурах четырех проб можно было заметить ее одинаково хорошее, однако далеко не массовое развитие как в водной, так и на агаровой среде. В пре-

обладающем же большинстве случаев она встречалась на агаре либо только с отметкой «единично», либо в виде покоящихся спор (стадия *Trochiscia*?), а в шести случаях, показав нормальный рост в водной среде, совершенно отсутствовала в параллельных агаровых культурах тех же проб. Интересно отметить, что в культурах, поставленных на материале, взятом на лугу и обрабатываемой земле, этот вид или развивался в небольшом количестве, или оказывался быстро подавленным другими видами.

Chlorococcum humicola упоминается почти во всех работах, посвященных аэрофильным и в особенности почвенным водорослям. В настоящее время этот вид можно считать достаточно изученным, для того чтобы его без особого труда (но, разумеется, с соблюдением необходимой во всякой альгологической работе точности метода) распознавать непосредственно в природе, вне тесного пространства культуральной колбы.

Полную и ясную характеристику этого вида дал М. М. Голлербах (1936), отграничив его в то же время с достаточной убедительностью от чрезвычайно близкого *Chlorococcum infusionum* (Schrank.) Menegh. В предшествовавших его исследованию работах, где по тому или иному поводу упоминается *Chlorococcum humicola* (см., например: Petersen, 1915, 1932a; 1935; Bristol, 1919a, 1919b, 1920a; Fritsch, 1922b; Moore and Carter, 1926; James, 1935), нигде нельзя встретить такого точного систематического анализа этого вида.

Сравнительно недавно у этой, казалось бы «до конца изученной» водоросли была открыта способность к образованию в покоящемся состоянии особых клеток с зубчатой оболочкой (Fritsch u. John, 1942), названных авторами «стадией *Trochiscia*». Подобные клетки встречались также в наших культурах, однако поскольку эти культуры не являлись чистыми, то безусловное отнесение таких клеток к *Chlorococcum humicola*, в особенности, имея в виду существование аналогичных стадий у других водорослей, было бы недостаточно обоснованным.

Как и все широко распространенные водоросли, *Chlorococcum humicola* обладает исключительной устойчивостью по отношению к внешним неблагоприятным условиям. В экспериментах Беккереля (Becquerel, 1936) *Chlorococcum humicola* был в числе организмов, перенесших длительное высыхание и действие низких температур, близких к абсолютному нулю (об экспериментах Беккереля — см. стр. 84). В другой своей работе названный автор (Becquerel, 1942) установил, что период сохранения жизнеспособности в высушенном состоянии для этого вида равен 98 годам.

Бристоль (Bristol, 1919b) еще значительно раньше высказала предположение, что содержание воды в почве, повидимому, совершенно не влияет на выживание клеток *Chlorococcum humicola* и что предел выносливости его в этом отношении лежит, по всей вероятности, где-то около 60—70 лет.

За последнее время стал известен факт сожительства (повидимому симбиотического) *Chlorococcum humicola* с корнями саговника *Cycas revoluta* (Fernandes and Bhat, 1945 — см. подстрочное примечание на стр. 41 настоящей работы).

Еловый лес: на зеленых мхах, pH 5.0—5.28 (пробы 4, 5, 6, 7, 8, 9, 10, 11); на сфагновых мхах, pH 4.0—5.0 (пробы 12, 13, 14, 15); в почве на глуб. 0—18 см, pH 3.5—5.0 (пробы 16, 17, 18, 19). Сосновый лес: на зеленых мхах, pH 4.0—5.0 (пробы 26, 27, 28, 31); на сфагновых мхах, pH 4.5—5.04 (пробы 32, 33, 34); в почве на глуб. 10—15 см (пробы 36, 37). Луг: в почве на глуб. 0—10 см, pH 5.15—7.0 (пробы 41, 42, 44, 45, 46, 48). Овсяное поле: на поверхности почвы, pH 6.5 (проба 54). Огород: на поверхности почвы, pH 6.5 (проба 55).

25. **Chlorococcum infusionum** (Schrank.) Menegh. Голлербах, 1936, Тр. Бот. инст., II, 3, стр. 226; Brunnthaler, 1915, Protococcales in Pascher's Süsswasserflora, 5, S. 62, Fig. 2.

Клетки округлые, реже широко эллиптические или тупо треугольные, одиночные, без каких-либо частных или общих слизистых капсул, с толстой, у стареющих клеток довольно ясно слоистой, оболочкой. Хроматофор грязно-желто-зеленого цвета, глубоко чашевидный, заполняющий почти всю внутреннюю полость клетки, с почти сходящимися краями, оставляющими у одного полюса клетки лишь небольшой просвет. Пиреноид один, не во всех клетках хорошо заметный. Диаметр клеток 6.4—12.5 μ, причем преобладают клетки 6—7 μ в диаметре. Покоящиеся споры до 29.3 μ в диаметре, с явственно слоистой оболочкой, имеющей толщину около 3.6 μ.

В культурах эта водоросль развивалась как в водной, так и на агаровой среде, причем от близкого и гораздо более широко распространенного вида *Chlorococcum humicola* (Naeg.) Rabenh. хорошо отличалась маслянистой поверхностью и желто-зеленой окраской образованного ею налета, отсутствием слизи и меньшей величиной клеток, имевших при этом значительно чаще неправильную форму.

Chlorococcum infusionum, как указывает Брунпталер (Brunnthaler, 1915), является по своей экологии водным организмом. Действительно, о его жизни вне водоемов имеются в настоящее время указания всего лишь в пяти работах, причем все эти указания относятся к территории СССР (Голлербах, 1936; Мейер, 1937а; Болышев и Манучарова, 1946, 1947, 1952). Данные настоящей работы также отнюдь не свидетельствуют о широком распространении этого вида в качестве аэрофильной или почвенной водоросли.

Еловый лес: на зеленых мхах, pH 5.0 (проба 11); на сфагновых мхах, pH 5.0 (проба 13); в почве на глуб. 0—3 см, pH 5.0 (проба 16). Луг: в почве на глуб. 0.5 см, pH 5.5 (проба 44).

26. **Dictyococcus irregularis** Boye P. Petersen, 1932b, Arch. f. Protistenk., 76, 2, S. 400, Fig. 4—8.

Клетки шаровидные, одиночные. Хроматофоры в числе 5—6, в виде постенных, мозаично расположенных, многоугольных пластинок, без пиреноидов. Протопласт нередко имеет ясно бросающуюся в глаза крупнозернистую структуру. Диаметр клеток 8.4—33.4 μ. Наиболее часто встречаются клетки диаметром около 15 μ (рис. 15).

Водоросль развивалась как в водных, так и в агаровых культурах. Чаще всего ее можно было найти на каких-либо твердых субстратах, как, например, на боковых стенках колбы, на частицах посеянного материала, в частности, в качестве компонента обрастаний обломков сфагна. Встречалась также в гиалиновых клетках, которые иногда были сплошь заполнены клетками этой водоросли.

Среди известных в настоящее время видов рода *Dictyococcus* далеко не все являются вполне достоверными. К таким недостоверным видам следует прежде всего отнести *Dictyococcus gametifer* Chod., который был описан автором (Chodat, 1913, стр. 213) по материалу, выделенному из лишайника *Collema pulposum* Schaer. Описание в качестве самостоятельного вида водоросли, встреченной лишь один раз в лишайнике, вряд ли можно признать допустимым, а самостоятельное существование такого вида — правомерным.[1]

[1] См. более подробное рассмотрение этого вопроса в примечании к *Chlorella vulgaris* в настоящей работе.

Некоторое сомнение внушает также существование в качестве самостоятельных видов *Dictyococcus cinnabarinus* (Kol et F. Chod.) Vischer, *D. helveticus* (Kol et F. Chod.) Vischer, *D. terrestris* (Kol et F. Chod.) Vischer и *D. engadinensis* (Kol et F. Chod.) Vischer. Описанные ранее под другими родовыми названиями,[1] они включаются Фишером (Vischer, 1936) в число представителей рода *Dictyococcus*. Весьма вероятно, что это имеет свои основания, однако наблюдений над ними произведено еще очень мало, а признаки, по которым они отличаются друг от друга, так же как и от других видов, не всегда достаточно убедительны.

Так, *D. helveticus* обладает пульсирующими вакуолями и может размножаться при помощи гамет. Последнее обстоятельство, как указывает Фишер (Vischer, 1936), сближает его с *D. gametifer* Chodat, видом, который, как сказано выше, сам не может быть отнесен к числу вполне достоверных.

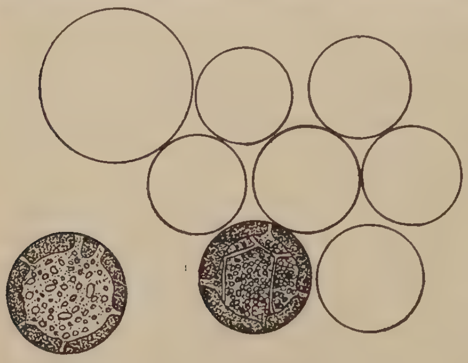


Рис. 15. *Dictyococcus irregularis* Boye Petersen (увел. 1000).

D. cinnabarinus внешне очень похож на *D. irregularis* Petersen, что подчеркивается также и Фишером (Vischer, 1936). Отличается он от *D. irregularis* лишь бо́льшим содержанием в клетках каротина. Едва ли этот признак можно принимать в качестве видового, и если водоросль все же относится к роду *Dictyococcus*, то она, несомненно, должна быть отождествлена с видом *D. irregularis* Petersen, название которой имеет безусловный приоритет.

Виды *D. terrestris* и *D. engadinensis* характеризуются маленькими хроматофорами. Культуры их могут принимать киноварно-красную окраску, что делает их похожими на *D. cinnabarinus*. Фишер (Vischer, 1936) считает, что *D. terrestris* и *D. engadinensis* очень близки между собой, и это действительно бросается в глаза при взгляде на приводимые им рисунки (Vischer, 1936, фиг. 16, *1—2*, *3—4*). По всей вероятности, обе изображенные водоросли являются одним и тем же видом.

Включение Фишером (Vischer, 1936, стр. 402) в число представителей рода *Dictyococcus* водоросли, описанной Джемс (James, 1935, стр. 539) под названием *Pleurochloris anomala*, по свидетельству самого Фишера, провизорно.

Наконец, существование вида *D. minor* (Schmidle) Petrova тоже в значительной степени еще спорно. Так, по мнению Петровой,[2] к которому присоединяется также и Петерсен (Petersen, 1932b, стр. 402; 1935, стр. 153), под *D. minor* следует иметь в виду водоросль, причислявшуюся ранее к *Xanthophyceae* и известную под названием *Botrydiopsis minor* (Schmidle) Chodat. С другой стороны, Джемс (James, 1935, стр. 539) считает, что существуют две, очень похожие друг на друга водоросли: одна, являю-

---

[1] E. Kol et F. Chodat. Quelques algues nouvelles des sols et de la neige du Parc National. Suisse en Engadine. Bull. Soc. bot. Geneve, 2 sér., 25, 1934, — цит. по Фишеру (Vischer, 1936).

[2] J. Petrova. Die vermeintliche Heterokontae «Botrydiopsis» minor eine Chlorophyceae. Beih. z. bot. Centralbl., 48, I Teil, 1931 — цит. по Петерсену (Petersen, 1932b).

щаяся представителем *Xanthophyceae*, соответствующая *Botrydiopsis minor* Chodat, и другая, относящаяся к *Chlorophyceae*, возможно к роду *Dictyococcus*.

Таким образом, в настоящее время «хорошими» видами, повидимому, приходится считать только четыре: *D. varians* Gerneck,[1] *D. Gerneckii* Wille, *D. aggregatus* (Tereg.) Printz и *D. irregularis* Boye Petersen.

D. irregularis Boye Petersen хорошо выделяется тем, что, в противоположность первым трем, содержит в своих клетках, даже во взрослом состоянии, небольшое число хроматофоров (по диагнозу 1—4), которые к тому же никогда не имеют загнутых краев.[2] Кроме того, с возрастом клетки *Dictyococcus irregularis* принимают грушевидную или вытянутую форму. Впрочем, клетки подобной формы ни разу не наблюдались у водоросли, встреченной в культурах перечисленных ниже проб, несмотря на то что в материале попадались отдельные крупные, повидимому старые, экземпляры, протопласт которых находился в стадии разрушения. Поскольку также ни разу не удалось констатировать образования зооспор, могут возникнуть некоторые сомнения в принадлежности встреченной водоросли к данному виду. Однако косвенным доказательством существования у встреченной водоросли зооспор может служить нахождение ее в гиалиновых клетках сфагна, проникновение в которые нельзя себе представить иначе, как путем заплывания туда через поры каких-то подвижных клеток. Кроме того, полное совпадение облика вегетативных клеток этой водоросли с авторскими рисунками (Petersen, 1932b, рис. 4, крайний справа, рис. 8_1, крайний справа), так же как и с ее описанием, и наоборот, несоответствие их с рисунками и диагнозами видов рода *Muriella*, среди которых только и можно было бы подыскать ей виды-аналоги, заставляет думать, что отнесение встреченной водоросли к *Dictyococcus irregularis* Petersen является все же наиболее правильным.

Еловый лес: на сфагновых мхах, pH 4.5 (проба 15); в почве на глуб. 8 см, pH 3.92 (проба 18). Сосновый лес: на зеленых мхах, pH 4.5 (проба 31); на сфагновых мхах, pH 4.5 (проба 33); в почве на глуб. 10 см, pH 4.0—4.5 (проба 36). Овсяное поле: на поверхности почвы, pH 6.5 (проба 54).

27. **Muriella magna** Fritsch et John, 1942, Ann. of Bot., VI, 23, p. 378, fig. 3, A—D.

Клетки шаровидные, с толстой слоистой оболочкой, одиночные или собраны небольшими группами. Хроматофоры неопределенной формы, в очень большом числе, ориентированные в радиальном направлении и расположенные настолько тесно, что кажутся спаянными в одну компактную массу, которая занимает всю полость клетки. Диаметр клеток 14.4—27.9 μ. Толщина оболочки 1.8—3.6 μ (рис. 16).

Встреченная всего лишь в одной почвенной пробе, эта водоросль является новой для почв СССР. Некоторые соображения, касающиеся

---

[1] Так как Гернек, впервые упоминающий эту водоросль (Beih. z. Bot. Centralbl, 21, Abt. 2, 1907, S. 231), не дает диагноза для рода *Dictyococcus*, Фишер (Vischer, 1936, стр. 399) считает более справедливым принимать в качестве автора этого рода Вилле, давшего родовой диагноз (W i l l e. Protococcaceae in Engler u. Prantl, Ergänzung I, 1911, — цит. по Фишеру). Соответственно этому и вид Фишер считает более правильным именовать как *D. varians* Wille.

[2] *Dictyococcus aggregatus* (Tereg.) Printz, судя по самому первому описанию этой водоросли (*Bracteacoccus aggregatus* Tereg., Beih. z. Bot. Centralbl., 39, Abt. II, 1923, стр. 191), может иметь в клетках от 2 до 10 и более хроматофоров, однако, как подчеркивает автор (стр. 182), два хроматофора содержатся обычно только в молодых клетках, во взрослых же число их около 10 и выше.

ее систематического положения, уже опубликованы нами ранее (Зауер, 1953).

Овсяное поле: на поверхности почвы, pH 6.5 (проба 54).

28. **Chlorochytrium paradoxum** (Klebs) G. S. West, Голлербах, 1936, Тр. Бот. инст., II, 3, стр. 229; James, 1935, Beih. z. Bot. Centralbl., LIII, Abt. A, S. 527, Fig. 3, A—E; Bristol, 1920b, Jour. Linn. Soc. Bot., XLV, pp. 8, 21, pl. 2, fig. 17—23; pl. 3, fig. 24—30.

Клетки одиночные, округлые, овальные или яйцевидные, с толстой многослойной оболочкой, толщина которой (достигающая 3.5 μ) прямо пропорциональна размерам, а следовательно, и возрасту клетки. Как с внутренней, так и с внешней стороны оболочки можно заметить часто такие же слоистые выпуклости, напоминающие по виду мозоли или бородавки. Хроматофор один, в виде сильно разветвленной пластины; многочисленные анастомозы ветвей создают впечатление ячеистой структуры его поверхности. Пиреноиды одиночные или по несколько. Размеры клеток: длина 10.5—66.6 μ, ширина 6.3—57.4 μ (рис. 17).

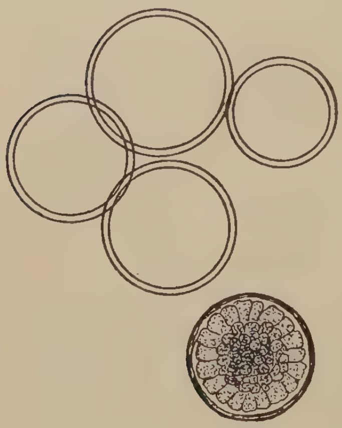


Рис. 16. *Muriella magna* Fritsch et John (увел. 1000).

Рис. 17. *Chlorochytrium paradoxum* (Klebs) G. S. West (увел. 750).

Данные о морфологии и систематическом положении этой водоросли, а также о процессе образования у нее зооспор, опубликованы нами ранее в специальной работе (Зауер, 1952).

Сосновый лес: на сфагновых мхах, pH 4.05 (проба 35); в почве на глуб. 10 и 20 см, pH 4.0—4.5 (пробы 36, 38).

29. **Scotiella levicostata** Hollerb. Голлербах, 1936. Тр. Бот. инст., II, 3, стр. 243, табл. II, фиг. 22—27.

Клетки одиночные, эллипсоидные. Оболочка довольно толстая, снабженная 6—8 выпуклыми ребрами, тянущимися в продольном направлении (отчего с поверхности клетка кажется полосатой) и сходящимися на полюсах в короткие, туповатые выросты. Хроматофоры дисковидные,

многочисленные (до 10), иногда равномерно распределены по всей полости клетки, в некоторых случаях — сконцентрированные в одной какой-либо ее части, отчего порой создается впечатление, что в клетке имеется всего один хроматофор в виде пластинки с сильно изрезанными, лопастными краями. Размеры клеток: длина 10.8—13.5 μ, ширина 5.4—9 μ (рис. 18).

Эта водоросль развилась лишь в одной культуральной колбе на агаровой среде. Наиболее типичные ее экземпляры были обнаружены на поверхности агара в войлоке протонемы и *Phormidium autumnale*. Она была найдена также в темнозеленом налете на боковой стенке колбы.

Вид *Scotiella levicostata* описан М. М. Голлербахом (1936) сравнительно недавно. Биология его до настоящего времени еще совершенно не изучена. Находка этой водоросли в указанной ниже пробе является по существу первой со времени ее описания; экземпляры ее вполне соответствовали диагнозу автора, отличаясь лишь на 0.4 μ по ширине (по данным М. М. Голлербаха, длина клеток равна 10—19.6 μ, ширина — 5.8—14 μ). Интересно, что в обоих случаях она найдена в аналогичных местообитаниях: в поверхностных слоях возделываемых почв. Весьма возможно, что такая приуроченность к культурным почвам говорит об определенной роли, которую этот вид играет в динамике органического вещества почв. На такую возможную роль водорослей указывает также П. М. Балев (1949).

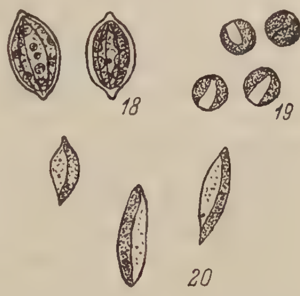


Рис. 18—20. *18 — Scotiella levicostata* Hollerb. (увел. 1000); *19 — Chlorella terricola* Hollerb. (увел. 1000); *20 — Keratococcus bicaudatus* (A. Br.) Boye Petersen (увел. 1000).

Овсяное поле: на поверхности почвы, pH 6.5 (проба 54).

30. **Chlorella vulgaris** Beyerinck, Голлербах, 1936, Тр. Бот. инст., II, 3, стр. 237; Brunnthaler, 1915, Protococcales in Pascher's Süsswasserflora, 5, S. 111, Fig. 71.

Клетки шаровидные, с тонкой оболочкой, с чашевидным лопастным, интенсивно зеленым хроматофором, одиночные или собранные в небольшие группы по 20—30 особей, но в последнем случае никогда не погруженные в слизь или общую капсулу. Пиреноиды не всегда хорошо заметны. Диаметр клеток 6.3—8.4 μ.

Встреченная в 30 преимущественно поверхностных пробах, эта водоросль по форме, строению и размерам вполне соответствовала описаниям цитированных выше авторов, характеризуясь при этом меньшей амплитудой колебаний величины диаметра (диаметр клеток по Голлербаху 4.2—10.5 μ, по Бруннталеру — 5—10 μ). В культурах она значительно лучше развивалась в водной среде. Из многочисленных параллельных агаровых культур она была обнаружена только в трех, причем в сколько-нибудь заметном количестве лишь в одной из них. Нередко попадалась в свежесобранном материале.

Петерсен (Petersen, 1935, стр. 154) считает, что *Chlorella vulgaris* является сборным видом. «Весьма вероятно, — пишет он, — что довольно разнообразные виды скрываются под этим названием». Однако М. М. Голлербах (1936) придерживается иной точки зрения и, основываясь на собственных наблюдениях, полагает, что многие виды *Chlorella*, считающиеся в настоящее время самостоятельными, настолько сходны по многим признакам с *Chlorella vulgaris*, что существование их в качестве автономных видовых единиц едва ли можно считать правомерным.

Добавим к этому, что многочисленные виды *Chlorella*, выделенные Шода (Chodat, 1909, 1913) на основании лишь морфологических различий при их развитии в агаровых культурах, ни в коем случае не могут быть признаны истинными. Различное поведение того или иного вида в культурах может служить весьма веским дополнительным критерием для разграничения видов тогда, когда доказана встречаемость последних также и в природе. Мы еще не можем в настоящее время считать установленными принципы географического распространения водорослей. Однако, по современным представлениям, каждый вид, для того чтобы быть видом, должен обязательно обладать определенным ареалом, т. е. занимать хотя бы минимальное пространство на земной поверхности. Между тем ареалами большинства видов *Chlorella*, описанных Шода, приходится считать те чашки Петри или колбы, в которых они культивировались исследователем в лаборатории. В особенности это справедливо по отношению к видам, выделенным им из лишайников. Лишайниковые гонидии несомненно произошли из ранее живших свободно водорослей, постепенно приспособившихся для совместной жизни с грибом и в дальнейшем претерпевших как морфологические, так и, очевидно, в еще большей мере, физиологические изменения. Поэтому установление видов на основании материала, столь преобразованного специфическими условиями среды, должно производиться с большой осторожностью и обязательно с применением всех методов, которыми располагает в настоящее время систематика (в том числе и географического), в противном случае такие попытки почти неизбежно приведут к принятию в качестве самостоятельных видов громадного количества форм и физиологических рас, которые, безусловно, видами не являются.

Интересно отметить, что вследствие применения вышеуказанного неверного принципа у Шода оказываются разными видами даже гонидии, выделенные из одного и того же вида лишайника (Chodat, 1913, стр. 92 — *Chlorella lichina* Chod.; стр. 108 — *Chlorella Cladoniae* Chod.).

Таким образом, в отношении понимания объема вида *Chlorella vulgaris* Beyer. следует согласиться с мнением М. М. Голлербаха.

Chlorella vulgaris в настоящее время довольно хорошо изучена, так как, будучи широко распространенной водорослью, она является излюбленным объектом при проведении различных физиологических работ. В свою очередь имеющиеся о ее физиологии сведения до некоторой степени проливают свет на причины ее широкого распространения. Последнее несомненно связано с чрезвычайной устойчивостью ее клеток по отношению к обезвоживанию плазмы и действию крайне низких температур (Becquerel, 1936).[1] Вторым фактором, обусловившим ее почти повсеместное распространение, является, очевидно, способность выделять антибиотическое вещество — хлореллин, факт, установленный и подвергнутый детальному изучению в течение последнего десятилетия Праттом (см.: Голлербах, 1946б; Полянский, 1947).[2] Показано угнетающее действие хлореллина на некоторых бактерий, хотя, с другой стороны, в известных концентрациях он действует задерживающим образом на развитие самой *Chlorella vulgaris*. Тем не менее способность продуцировать хлореллин является, повидимому, весьма важным химическим средством подавления конкурентов, и в этом отношении *Chlorella vulgaris* заслуживает осо-

---

[1] Об экспериментах, произведенных Беккерелем, см. стр. 84 настоящей работы.

[2] О продолжении работ с хлореллином после опубликования указанных статей — М. М. Голлербаха и В. И. Полянского, см.: R. Pratt. Studies on Chlorella vulgaris. XI. Relation between surface tension and accumulation of chlorellin. Amer. Journ. of Bot., 35, 9, 1948.

бого внимания при изучении ее ценотических взаимоотношений с другими организмами.

Еловый лес: на зеленых мхах, pH 5.0—5.28 (пробы 4, 5, 6, 7, 8, 9, 10, 11); на сфагновых мхах, pH 4.0—5.0 (пробы 13, 14, 15); в почве на глуб. 0—8 и 25 см, pH 3.5—5.3 (пробы 16, 17, 18, 20). Сосновый лес: на зеленых мхах, pH 4.0—5.0 (пробы 26, 27, 28, 29, 30, 31); на сфагновых мхах, pH 4.5—5.04 (пробы 32, 33, 34); в почве на глуб. 10 см., pH 4.0—4.5 (проба 36). Луг: в почве на глуб. 0—0.5 см, pH 5.5—7.0 (пробы 41, 43, 44). Овсяное поле: на поверхности почвы, pH 6.5 (проба 54). Огород: на поверхности почвы, pH 6.5 (проба 55).

31. **Chlorella terricola** Hollerb. Голлербах, 1936, Тр. Бот. инст., II, 3, стр. 238, табл. II, фиг. 19—20.

Клетки шаровидные, с тонкой оболочкой, одиночные или собранные небольшими группами. Хроматофор яркозеленый, чашевидный, занимающий ½—⅔ полости клетки, реже он имеет вид согнутой стенкоположной пластинки. Пиреноид неясен, иногда незаметен вовсе. Диаметр клеток 3.6—6.4 μ (рис. 19).

В культурах эта водоросль развивалась почти одинаково хорошо как в водной, так и на агаровой среде, хотя в массовом количестве была обнаружена лишь один раз в агаровой культуре огородной почвы.

Описанная из почв Ленинградской области (Голлербах, 1936), эта водоросль, повидимому, действительно предпочитает для своего развития почвенные местообитания, что подтверждается также пока еще сравнительно немногочисленными литературными данными о ее распространении (Штина и Болышев, 1951; Болышев и Манучарова, 1952; Болышев и Мжельская, 1952; Болышев и Воробьева, 1953; Болышев и Тюрденева, 1953). Как показали наши наблюдения, развитие *Chlorella terricola* в культурах длится в течение очень короткого промежутка времени и, не установленное во-время, может остаться вообще незамеченным, так как оказывается быстро подавленным другими водорослями. Может быть, как раз именно эта неустойчивость против влияния конкурентов является причиной произрастания этой водоросли на более бедных субстратах, какими являются некоторые мхи и поверхность стволов деревьев. В этом отношении особенно показательно последнее местообитание. Здесь, на слущивающихся пластинках корки ствола сосны, кроме *Chlorella terricola*, было обнаружено всего три вида водорослей (*Pleurococcus Naegelii*, *Synechococcus cedrorum*, *Aphanothece saxicola*), которые вегетировали, не образуя общих группировок, и даже в микроскопическом препарате, при приготовлении которого перемешивание материала может считаться весьма вероятным, они встречались порознь, отдельными чистыми пятнами.

Присутствие *Chlorella terricola* на поверхности ствола дерева отмечается впервые и оттеняет важную черту ее биологии.

Еловый лес: на зеленых мхах, pH 5.0 (пробы 4, 11); в почве на глуб. 0—5 см, pH 3.5—5.0 (пробы 16, 17). Сосновый лес: на слущивающейся корке ствола сосны, на выс. около 1 м (проба 24); на сфагновых мхах, pH 4.5 (проба 33); в почве на глуб. 10 см, pH 4.0—4.5 (проба 36). Луг: в почве на глуб. 0—0.5 см, pH 5.5—7.0 (пробы 41, 44). Огород: на поверхности почвы, pH 6.5 (проба 55).

32. **Chlorella ellipsoidea** Gerneck. Голлербах, 1936, Тр. Бот. инст., II, 3, стр. 240; Brunnthaler, 1915, Protococcales in Pascher's Süsswasser-flora, 5, S. 113, Fig. 74.

Клетки эллипсоидные, реже широко эллипсоидные, закругленные на концах, с тонкой оболочкой, одиночные, иногда собраны в небольшие

группы. Хроматофор бледнозеленый, чашевидный, часто слегка лопастной, никогда не занимающий всей полости клетки. Пиреноид не во всех клетках хорошо заметен. Размеры клеток: длина 5.4—9.0 μ, ширина 4.5—5.4 μ.

Встреченный всего лишь в 7 пробах, этот вид ни в одной из культур не показал массового развития.

Эта водоросль, давно признаваемая почти всеми исследователями за хорошо выраженный аэрофильный вид, по мнению Петерсена (Petersen, 1935, стр. 153), является видом физиологически полиморфным, подлежащим проверке в чистых культурах. При этом он предполагает наличие трех разновидностей: водной, аэрофильной и собственно почвенной. Имеющийся в нашем распоряжении материал не позволяет проверить правильность этих предположений, однако если эти разновидности действительно существуют, то, как это видно из приводимого ниже перечня местообитаний, встреченную водоросль, повидимому, можно отнести к аэрофильной и собственно почвенной разновидностям.

Еловый лес: на зеленых мхах, pH 5.0 (пробы 6, 9); на сфагновых мхах, pH 4.0—4.5 (пробы 12, 15); в почве на глуб. 0—3 см, pH 5.0 (проба 16). Луг: в почве на глуб. 0—0.5 см, pH 5.5—7.0 (пробы 41, 44).

33. **Ankistrodesmus falcatus** (Corda) Ralfs f. **terrestris** Bristol. Голлербах, 1936, Тр. Бот. инст., II, 3, стр. 245; Bristol, 1920a, Ann. of Bot., XXXIV, p. 74, fig. 2.

Клетки изогнутые, преимущественно в виде полумесяца, с острыми или слегка притупленными концами, большей частью одиночные. Хроматофор один, стенкоположный, прилежащий обычно к выпуклой стороне клетки, бледнозеленый, не всегда ясно очерченный. Пиреноид часто неотчетлив. В некоторых клетках можно заметить каплеобразные включения. Размеры клеток: длина 13.5—23 μ, ширина 2.1 μ.

Встреченная в небольшом количестве всего в одной пробе из дерновины сфагна, эта водоросль в основном вполне соответствовала диагнозам, хотя отдельные экземпляры были несколько длиннее, чем это указано в данных цитированных авторов. Поскольку f. *terrestris* отличается морфологически от типичной формы только меньшей длиной, то можно предположить, что в исследованном материале встречались также единичные экземпляры *Ankistrodesmus falcatus* f. *typica*. Второе — биологическое — отличие f. *terrestris* заключается в ее наземном образе жизни. Однако способность этой водоросли жить также среди сфагновых мхов, что вытекает из материалов настоящей работы и отмечалось нами уже ранее (Зауер, 1950б), делает в настоящее время ее биологическую характеристику не вполне ясной.

Сосновый лес: на сфагновых мхах, pH 4.5 (проба 32).

34. **Ankistrodesmus convolutus** Corda in Brunnthaler, 1915, Protococcales in Pascher's Süsswasserflora, 5, S. 190, Fig. 292.

Клетки продолговатые, большей частью неправильно изогнутые, нередко имеющие слабо S-образную форму или форму полумесяца, обычно несимметричные как по отношению к продольной, так и поперечной оси, с острыми или слегка притупленными концами. Хроматофор довольно массивный, в виде пластины с загнутыми, иногда слабо лопастными краями, заполняющий почти всю внутреннюю полость клетки. Пиреноид не всегда отчетлив. В некоторых клетках содержатся едва заметные темные зернышки и столь же маленькие каплеобразные включения. Размеры клеток: длина 14.4—23 μ, ширина 4.5—6.3 μ.

Встреченная всего в трех торфяных пробах, эта водоросль развивалась и в водных, и в агаровых культурах, однако везде показала себя слабо

конкурентноспособной. Так, в водных культурах, в сообществе с другими водорослями, она встречалась обычно в малом количестве, будучи при этом представлена отмирающими клетками. В несколько большем количестве и более жизнеспособной она была обнаружена на казавшейся совершенно чистой, не имевшей никаких следов позеленения поверхности агара, где развивалась в сообществе лишь со своей разновидностью — var. *minutus* (Naeg.) Rabenh. Прекрасные экземпляры были найдены также в гиалиновых клетках и на поверхности мертвых листьев сфагна.[1]

Положение этого вида среди многочисленных представителей рода *Ankistrodesmus* в настоящее время не вполне ясно. В литературе отсутствуют достаточно полные его описания. Наиболее полным можно считать диагноз Брунналера (Brunnthaler, 1915), в котором, однако, даже не указаны размеры клеток. Поэтому о величине последних приходится судить лишь косвенно, по тем данным, которые приводятся в этой же работе для var. *minutus* (длина 12— 8 μ, ширина 4 μ), имеющего, очевидно, судя по названию, размеры меньшие, чем у типа. Рисунки Брунналера (Brunnthaler, 1915) также недостаточно убедительны: они позволяют судить лишь об очертаниях клеток, не давая представления о строении их протопласта.

Из других видов рода *Ankistrodesmus* лишь *Ankistrodesmus Braunii* (Naeg.) Brunnt. может показаться сходным с некоторыми экземплярами встреченной водоросли. Однако он все же хорошо отличается от нее, во-первых, более крупными размерами (длина 20—56 μ, ширина 5—8 μ), а во-вторых — в массе более правильной формой клеток.

От некоторых, сходных по облику, представителей рода *Keratococcus* встреченный вид, так же как и вообще все виды рода *Ankistrodesmus*, отличается прежде всего массивным, заполняющим всю клетку хроматофором, не соответствуя в то же время *Keratococcus bicaudatus* (A. Br.) B. Petersen по форме клеток, а *Keratococcus sabulosus* Pascher — по размерам.

Указанный также К. И. Мейером (1937а, стр. 38) для Татищевского низинного мохового болота Московской области *Ankistrodesmus convolutus* должен быть, повидимому, отнесен к числу гидрофильных водорослей.

Сосновый лес: на сфагновых мхах, pH 4.5 (проба 33); в почве на глуб. 10—15 см, pH 4.0—4.5 (пробы 36, 37).

35. **Ankistrodesmus convolutus** Corda var. **minutus** (Naeg.) Rabenh. Brunnthaler, 1915, Protococcales in Pascher's Süsswasserflora, 5, S. 190.

По всем признакам эта разновидность совершенно подобна типичной форме, отличаясь от нее только шириной клеток, которая при длине 13.5—19.8 μ составляет всего 2.7—4.2 μ.

Будучи встречена почти во всех случаях вместе с видом, эта разновидность, очевидно, совершенно сходна с последним также и по биологии.

Сосновый лес: на сфагновых мхах, pH 4.5 (пробы 32, 33); в почве на глубине 10—15 см, pH 4.0—4.5 (пробы 36, 37).

36. **Keratococcus bicaudatus** (A. Br.) Boye P. Голлербах, 1936, Тр. Бот. инст., II, 3, стр. 246; Petersen, 1928a, Bot. of Iceland, II, 8,

---

[1] Проникновение отдельных экземпляров в гиалиновые клетки в данном случае трудно объяснимо, поскольку представители рода *Ankistrodesmus* не имеют подвижных стадий. Повидимому, здесь имело место засасывание автоспор вместе с водой через поры после того, как доведенный до воздушно-сухого состояния материал проб был погружен в питательный раствор при постановке культур.

p. 429. — *Keratococcus caudatus* Pascher, 1915, Einzell. Chloroph. in Pascher's Süsswasserflora, 5, S. 217, Fig. 21.

Клетки эллиптические или продолговатые, с острыми, реже тупо符ватыми, концами, большей частью неправильно изогнутые и неравнобокие, одиночные или соединенные своими концами в объемные звездчатые группы (по 4—8 особей). Хроматофор стенкоположный, занимающий обычно не более половины полости клетки, без пиреноида. Размеры клеток: длина 9.5—12.5 μ, ширина 3.5—4.5 μ (рис. 20).

Водоросль обнаружена всего в трех моховых пробах.

Фигурирующий часто под другими названиями, этот вид уже давно известен главным образом как почвенная водоросль. На большей части рисунков, имеющихся у целого ряда авторов (Pascher, 1915; Petersen, 1915, табл. II, фиг. 31—34; James, 1935, фиг. 1, D—H; Phillipson, 1935, фиг. 15), эта водоросль представлена в виде клеток с длинно оттянутыми и тонко, иногда даже шиловидно, заостренными концами (Phillipson, 1935), что, повидимому, является для нее весьма характерным. Экземпляры, встреченные в упомянутых выше пробах, отличались как раз отсутствием столь сильной оттянутости концов, чем очень напоминали клетки другого вида *Keratococcus*, а именно *Keratococcus sabulosus* Pascher, изображенного Пашером в цитированной выше работе (стр. 217, фиг. 22). Но последний вид отличается от *Keratococcus bicaudatus* бо́льшими размерами клеток (длина 15—18 μ, ширина 8—11 μ) и довольно постоянным отношением длины к ширине, равным 2 : 1.

Приходится, однако, отметить, что вид *Keratococcus sabulosus* Pascher, в свое время описанный под названием *Dactylococcus sabulosus*, но, к сожалению, не изображенный Гансгиргом (Hansgirg, 1890), в интерпретации Пашера (Pascher, 1915) в значительной мере теряет четкость своих очертаний, что обусловлено теми противоречиями между рисунком и диагнозом, которые допущены последним автором в его работе. Так, если принять во внимание масштаб рисунка и размеры водоросли, указанные в описании, то ширина клеток, изображенных на рисунке, окажется явно не соответствующей их длине; замечание о наличии в клетках пиреноида не находит своего отражения на рисунке. Кроме того, указанный в ключе для определения видов верхний предел ширины клеток (10 μ) не сходится с таковым в описании вида (11 μ). Весьма вероятно, что все эти неточности послужили причиной тому, что *Keratococcus sabulosus* почти не упоминается в альгологической литературе, хотя, возможно, что на самом деле он вовсе не является таким уж редким.

При определении водоросли, встреченной в перечисляемых ниже местообитаниях, пришлось пренебречь бросающимся в глаза сходством ее с рисунком, приведенным у Пашера для *Keratococcus sabulosus* (Pascher, 1915, фиг. 22), и руководствоваться более точными и многочисленными данными, имеющимися в отношении *Keratococcus bicaudatus*, вида, с которым встреченная водоросль вполне согласуется по размерам и сильная вариабильность которого доказана специальными исследованиями (Chodat, 1913).

Сосновый лес: на зеленых мхах, pH 4.0—4.5 (пробы 28, 29); на сфагновых мхах, pH 4.5 (проба 32).

Порядок **Prasiolales**

37. **Pleurococcus Naegelii** Chodat. — Голлербах, 1936. Тр. Бот. инст., II, 3, стр. 235. — *Protococcus viridis* Agardh. Pascher, 1915, Einzell. Chloroph. in Pasher's Süsswasserflora, 5, S. 224, Fig. 31, 32.

Клетки округлые, соединенные в гроздевидные объемные пакеты, реже одиночные, с толстой оболочкой. Хроматофор интенсивно зеленый, чашевидный, стенкоположный, у неразъединившихся после деления клеток расположен в той их части, которая обращена кнаружи. Пиреноид отсутствует. Диаметр клеток 4.7—14.1 μ.

Этот вид был обнаружен только в лесных фитоценозах на коре стволов елей, сосен и берез, где образовывал зеленоватый порошкообразный налет, иногда с незначительной примесью других водорослей. В культурах, которые ставились на материале моховых и почвенных проб, он всегда отсутствовал.

Некоторую разницу в величине клеток можно было наблюдать при сравнении материала, собранного на северных и южных сторонах стволов деревьев, что было особенно заметно в еловом лесу. Так, при экспозиции на север наиболее часто встречающимися (на стволах ели) были клетки 7.8—9.4 μ в диаметре, в то время как при экспозиции на юг преобладали клетки, имевшие 4.7—6.2 μ в диаметре. Последняя величина весьма значительно отличается от указанной в диагнозе М. М. Голлербаха (1936, — «8.4—13.4 μ в поперечнике»), однако принадлежность таких мелких клеток к *Pleurococcus Naegelii* остается вне сомнения, что подтверждается сравнением этих клеток с клетками нормального размера, имевшихся в исследованном, при этом почти чистом материале.

Еловый лес: на стволе старой березы, на выс. около 1.5 м (проба 1); на стволах старых елей, на выс. около 0.5 м (пробы 2, 3). Сосновый лес: на слущивающейся корке стволов сосны, на выс. около 1 м (пробы 22, 23, 24); на стволах молодых *Betula verrucosa*, на выс. 15—20 см (проба 25).

Порядок **Ulothrichales**

38. **Ulothrix variabilis** Kütz. Голлербах, 1936, Тр. Бот. инст., II, 3, стр. 249; Heering, 1914, Ulothrichales in Pascher's Süsswasserflora, 6, S. 32, Fig. 27.

Нити очень длинные, прямые или изогнутые, иногда распадающиеся на отдельные отрезки по несколько десятков клеток. Клетки цилиндрические и коротко цилиндрические (нередко ширина их превышает длину), с тонкой оболочкой, без перетяжек или лишь слегка перешнурованные в местах их соединений. Хроматофор в виде прямоугольной пластинки, довольно массивный, занимающий до $^3/_4$ полости клетки, с хорошо заметным пиреноидом. Размеры клеток: длина 2.8—12.5 μ, ширина 5.2—7.3 μ (рис. 21).

В культурах эта водоросль развивалась исключительно в водной среде, либо затягивая темнозеленой плотной матовой, при сильных разрастаниях — слегка складчатой. пленкой поверхность питательного раствора, либо обрастая частицы посеянного материала на дне колбы. Нередко нити ее образовывали в толще жидкости небольшие растрепанные хлопья или рыхлые сплетения, причем именно в последнем случае нити достигали наибольшей длины.

Из нитчатых водорослей *Ulothrix variabilis* был единственным видом, встреченным в сообществе двух хламидомонад в почве на глубине 50 см.

Имеющиеся в литературе указания на встречаемость этой водоросли в почвах должны быть, повидимому, во многих случаях отнесены к какому-либо виду *Hormidium*, так как упоминаемый некоторыми авторами (Bristol, 1920a; Bristol-Roach, 1927a; Moore a. Karrer, 1919) *Ulothrix subtilis* Kütz. var. *variabilis* (Kütz.) Kirchn., формально считающийся

синонимом *Ulothrix variabilis* Kütz., едва ли может быть отождествлен с последним вследствие большей ширины нитей (например, по Бристоль, ширина нитей равна 8—9 μ) и вряд ли вообще может быть отнесен к роду *Ulothrix* вследствие эллиптической формы хроматофора. За включение *Ulothrix subtilis* в число представителей рода *Hormidium* высказывается М. М. Голлербах (1936), ссылаясь на данные Геринга. Предположение об идентичности *Ulothrix subtilis* var. *variabilis* с каким-либо из видов *Hormidium* высказывает также Фрич (Fritsch, 1936, стр. 196, подстрочное примечание). Наконец, водоросль, которая под названием *Ulothrix variabilis* Kütz. приведена в списке почвенных водорослей одного из районов Австралии в работе Филлипсон (Phillipson, 1935, стр. 276, фиг. 21), судя по рисунку, тоже, очевидно, должна быть отнесена к какому-нибудь из представителей рода *Hormidium*. Это тем более вероятно, что Филлипсон, в заключение своего краткого диагноза, ссылается на работу Бристоль (Bristol, 1920a), где якобы «для этого вида дано описание», хотя, как известно, *Ulothrix variabilis* Kütz. в указанной работе Бристоль даже не упоминается. Повидимому, Филлипсон при этом имеет в виду *Ulothrix subtilis* var. *variabilis*, считая это название синонимом встреченной ею водоросли.

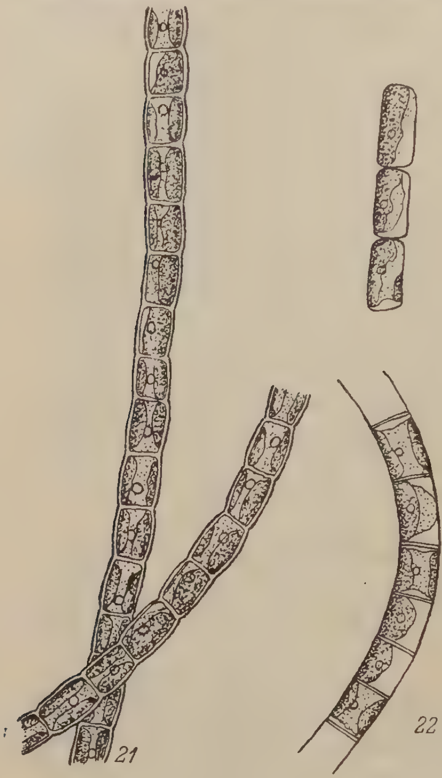


Рис. 21—22. *21—Ulothrix variabilis* Kütz. (увел. 750); *22 — Hormidium nitens* Menegh. em. Klebs (увел. 1000).

Без каких-либо комментариев *Ulothrix variabilis* (без автора!) указывается Э. А. Штиной и Н. Н. Болышевым для некоторых почв Кировской области.

Учитывая, кроме всего сказанного, также и то, что во многих работах, посвященных почвенным водорослям, какие-либо данные об *Ulothrix variabilis* вообще отсутствуют, становится ясным, что о широком распространении данного вида в почвах приходится говорить с большой осторожностью.

Еловый лес: на зеленых мхах, pH 5.28 (проба 5); в почве на глуб. 18—25 см, pH 4.46—5.3 (пробы 19, 20). Сосновый лес: в почве на глуб. 20 см, pH 4.24 (проба 28). Луг: в почве на глуб. 0—10 и 50 см., pH 5.15—7.0 (пробы 41, 44, 45, 46, 47, 48, 52). Огород: на поверхности почвы, pH 6.5 (проба 55).

39. **Ulothrix tenerrima** Kütz. Heering, 1914, Ulothrichales in Pascher's Süsswasserflora, H. 6, S. 32, Fig. 28—30.

Нити длинные, сильно извитые. Клетки коротко цилиндрические (во всех наблюдавшихся случаях длина их была меньше ширины), с довольно толстой оболочкой, без перешнуровок в местах соединений. Хроматофор в виде массивной изогнутой пластинки, заполняющий на $^3/_4$ полость клетки и плотно прилегающий к ее стенкам. Пиреноид крупный,

хорошо заметный. Во всех клетках заметна густая зернистость, которая в отдельных случаях маскирует даже форму хроматофора. Размеры клеток: длина 4.2—7.3 μ, ширина 8.4 μ.

На некоторых нитях были обнаружены единичные незрелые покоящиеся споры (длина 10.5 μ, ширина 12.5 μ). Они имели гладкую оболочку, не более толстую, чем у вегетативных клеток (несомненно вследствие их незрелости), и сильно зернистую структуру внутреннего содержимого.

Развитие этой водоросли наблюдалось всего лишь в двух водных культурах, засеянных материалом одной почвенной пробы. Наиболее характерной для нее формой роста являлось образование на дне колбы темнозеленых хлопьев, часто даже не прикрепленных к субстрату, хотя отдельные нити в небольшом количестве попадались и в пленке, затягивавшей поверхность раствора.

Ulothrix tenerrima принадлежит, повидимому, к числу мало распространеных вне водоемов эутрофных водорослей. Литературные данные о встречаемости этого вида в почвах почти отсутствуют. Если не считать случая нахождения в почве его формы — *Ulothrix tenerrima* Kütz. f. *dentatospora* Hollerb. (Голлербах, 1936, стр. 250), то единственным указанием на почвенный образ жизни *Ulothrix tenerrima* могут служить лишь данные Гистля (Gistl, 1932), который обнаружил его, так же, как это произошло и в нашем случае, в культивируемых удобряемых почвах. Интересно, что в двух случаях из трех последние имели даже такой же механический состав.

Огород: на поверхности почвы, pH 6.5 (проба 55).

40. **Hormidium dissectum** Chodat. Голлербах, 1936, Тр. Бот. инст., II, 3, стр. 260; Heering, 1914, Ulothrichales in Pascher's Süsswasserflora, 6, S. 43, Fig. 51.

Нити очень короткие, рыхлые, нередко четковидные, чрезвычайно легко распадающиеся на отдельные клетки, которыми часто водоросль только и бывает представлена. Клетки коротко цилиндрические, иногда почти шаровидные, всегда закругленные на полюсах (даже будучи соединенными в нить), в редких случаях слегка неправильные. Хроматофор в виде изогнутой пластинки, со слабо лопастными, иногда слегка завернутыми, краями, занимающий ½—¾ полости клетки. Пиреноид в большинстве случаев очень отчетливый и крупный. Почти всегда в протопласте заметна тонкая зернистость. Размеры клеток: длина 7—13.5 μ, ширина 6.3—8.4 μ.

В культурах эта водоросль встречалась исключительно в водной среде, при этом чаще всего в погруженном состоянии (почти всегда ее можно было найти вместе с другими водорослями в налете на дне колбы), но никогда не достигала массового развития. В одном случае клетки ее, связанные попарно (повидимому неразъединившиеся после деления), были расположены правильными рядами, что в известной степени напоминало способ роста, более ясно выраженный у некоторых других представителей рода *Hormidium* (например, *Hormidium nitens*).

По мнению М. М. Голлербаха (1936), *Hormidium dissectum*, по всей вероятности, не является самостоятельным видом, а представляет собой лишь одну из форм *Hormidium flaccidum*, от которого отличается главным образом сильнее выраженной склонностью нитей распадаться на отдельные клетки. Такое предположение, несомненно, не лишено основания, но окончательное разрешение этого вопроса все же требует еще дополнительных наблюдений.

Так или иначе, способность нитей распадаться на отдельные клетки служит, повидимому, необходимым приспособлением этой водоросли к наземному образу жизни, в особенности к обитанию в трудно смачиваемой лесной подстилке или на таких легко увлажняемых, но также легко высыхающих субстратах, какими являются некоторые зеленые мхи. В этом отношении заслуживает внимания также нахождение ее Петерсеном (Petersen, 1932a, стр. 40) в Дании на стволах и ветвях можжевельника.

Еловый лес: на зеленых мхах, pH 5.0 (пробы 6, 7, 11); в почве на глуб. 0—3 см, pH 5.0 (проба 16). Сосновый лес: на зеленых мхах, pH 4.5—5.0 (пробы 27, 29, 31).

41. **Hormidium nitens** Menegh. em. Klebs. Голлербах, 1936, Тр. Бот. инст., II, 3, стр. 257; Heering, 1914, Ulothrichales in Pascher's Süsswasserflora, 6, S. 45, Fig. 50.

Нити до 1.5 мм длины, с параллельными краями, без перетяжек, сравнительно легко распадающиеся на куски по 3—5 и более клеток, реже разъединяющиеся на отдельные клетки. Клетки цилиндрические, реже почти равносторонние, с тонкой оболочкой. Хроматофор в виде большею частью округлой или эллиптической пластинки, изогнутой вдоль продольной оси клетки, занимающий около $^2/_3$ полости последней. Пиреноид почти всегда хорошо заметен. Размеры клеток: длина 5.2—16.7 μ, ширина 4.2—5.6 μ (рис. 22).

В культурах эта водоросль развивалась исключительно в водной среде. Типичной формой ее роста являлось образование гладкой матовой шелковистой пленки на поверхности раствора. При микроскопическом исследовании можно было заметить, что нити — или куски нитей, или даже отдельные клетки — располагаются в этой пленке однослойно параллельными рядами, правильность которых не нарушается их многочисленными изгибами. В двух культурах почвенной пробы из сфагнового сосняка пленка на поверхности раствора имела пятнистый или даже как бы мозаичный вид, что, повидимому, обусловливалось особой формой роста нитей, которые при сравнительно небольшой длине были в этом случае дугообразно или S-образно изогнуты и, кроме того, рыхло переплетались между собой. Нити, обнаруженные в некоторых случаях растущими в толще раствора или на дне колб, отличались обычно наибольшей шириной, были особенно длинными, встречались большей частью одиночно, а если и образовывали сплетения, то никогда не были ориентированы параллельно друг другу. Случаи полного распадения нитей на отдельные клетки наблюдались довольно редко, причем это, очевидно, не находилось в связи с происхождением пробы, из которой был получен материал, а имело своей причиной специфические условия той или иной культуры.

Будучи весьма широко распространенной водорослью, *Hormidium nitens*, повидимому, хорошо развивается все же только в обстановке несколько повышенной влажности субстрата. На это указывают данные о его росте в культурах, а также характер тех местообитаний, в которых он был найден в природе. Таковые представляют собой главным образом почвы, в более редких случаях — это дерновины мхов, причем, интересно отметить, мхов преимущественно сфагновых, т. е. таких, которые благодаря своему строению всегда способны удерживать некоторое количество воды. При этом в качестве обитателя мхов эта водоросль встречена только в еловом лесу.

О нахождении *Hormidium nitens* в почвах имеется довольно много литературных данных. Однако вследствие все еще недостаточно выясненного систематического положения рода *Hormidium* многие из этих данных,

возможно, следует отнести к другим водорослям. Так, например, Бристоль (Bristol, 1920a) упоминает название *Hormidium nitens* Menegh. em. Klebs. лишь как синоним *Stichococcus nitens* Klebs. и указывает в примечании, что, имея в виду форму роста встреченной ею водоросли (главным образом свойство распадаться на отдельные клетки), последнюю все же правильнее относить к роду *Stichococcus*. Сейчас не представляется возможным вторично просмотреть тот материал, которым располагала Бристоль. Но, принимая во внимание, что хроматофор в клетках встреченной ею водоросли «простирался, обыкновенно, от одного конца клетки до другого» (1920a, стр. 77), а также наличие пиреноида (иногда даже двух), есть основание предполагать, что *Hormidium*, очевидно, имелся в ее материале.

Hormidium nitens, указываемый для почв Англии Фричем и Джоном (Fritch and John, 1942), обладает ненормально широкими клетками (5.7—10 μ как, отмечено авторами в примечании), длина которых к тому же иногда оказывается меньше ширины. Отсутствие рисунка не позволяет делать какие-либо утверждения, но если представить себе нить, имеющую подобные цифровые отношения, то невольно напрашивается мысль, что в материале, которым располагали авторы, очевидно, имелся также *Ulothrix*.

Причина подобных неясностей лежит, несомненно, в отсутствии специальных систематических исследований таких близких родов, какими являются *Ulothrix*, *Hormidium*, *Gloeotila* и *Stichococcus*, правомерность самостоятельного существования которых или необходимость слияния некоторых из них установить без специальных работ нельзя. В свете недостаточно ясного систематического положения этих родов несколько преждевременным кажется стремление выделить среди их представителей незначительно отклоняющиеся формы, как, например, это делает Петерсен (Petersen, 1932a, стр. 40) в отношении *Hormidium nitens*. Его *Hormidium nitens* f. *tenuis* отличается от типичной флоры лишь небольшим отклонением ширины клеток (по диагнозу автора, ширина клеток равна 4.5 μ). Между тем М. М. Голлербах (1936, стр. 258) наблюдал в культурах почвенных водорослей Ленинградской области *Hormidium nitens*, ширина нитей которого давала все переходы от 4.7 до 6.3 μ. Культуры, послужившие основанием для настоящей работы, тоже свидетельствуют об этом. Таким образом, выделение f. *tenuis* не является обоснованным и даже практически возможным.

Еловый лес: на зеленых мхах, pH 5.0—5.28 (пробы 5, 10); на сфагновых мхах, pH 4.0—5.0 (пробы 12, 13, 14, 15); в почве на глуб. 0—5 см, pH 3.5—5.0 (пробы 16, 17). Сосновый лес: в почве на глуб. 15—20 см, pH 4.0—4.24 (пробы 37, 38). Луг: в почве на глуб. 0—20 см. pH 5.15—6.36 (пробы 42, 43, 44, 45, 46, 47, 48, 49, 50).

42. **Hormidium flaccidum** (Kütz.) A. Br. sen. str. Голлербах, 1936, Тр. Бот. инст., II, 3, стр. 259; Heering, 1914, Ulothrichales in Pascher's Süsswasserflora, 6, S. 46, Fig. 48, 49.

Нити, легко распадающиеся на отдельные куски по 2—6 клеток (иногда даже на отдельные клетки), часто только и представленные в виде таких отрезков. Клетки коротко цилиндрические, обычно со слегка вздутыми боковыми стенками, что придает им бочонкообразную форму, — признак, во многих случаях позволяющий хорошо отличать этот вид от близкого *Hormidium nitens* Menegh. em. Klebs. Реже клетки цилиндрические, еще реже — лишь в единичных случаях — длина их немного меньше ширины, что не типично для *Hormidium*, а гораздо более свойственно представителям рода *Ulothrix*. Хроматофор занимает более по-

ловины полости клетки. Пиреноид отчетливый, нередко довольно крупный. Размеры клеток: длина 6.3—12.5 μ (единичные клетки 4-5—5 μ), ширина 5.2—7.3 μ. Покоящиеся споры правильно эллипсоидные, 12.5—18.1 μ длины, 7.3—8.4 μ ширины.

Эта водоросль развивалась главным образом в водных культурах на боковых стенках колб. Лишь в одном случае она была встречена на агаре, причем именно здесь имела наиболее мелкие и короткие клетки.

Неясность систематического положения рода *Hormidium* и входящих в него видов, о чем уже говорилось в примечании к *Hormidium nitens*, не позволяет делать в настоящее время какие-либо определенные заключения о биологии этих водорослей. В отношении *Hormidium flaccidum* это представляется особенно затруднительным, так как объем его понимается отдельными авторами совершенно по-разному. Так, например, в работах Петерсена мы имеем чрезвычайно широкое толкование этого вида. В одной из своих ранних работ (Petersen, 1915, стр. 376) он высказывается за включение в *Hormidium flaccidum* близкого к последнему *Stichococcus dissectus* Gay [=*Hormidium dissectum* (Gay) Chodat] и указывает, что невозможно отделять *Hormidium nitens* от *Hormidium flaccidum* лишь на том основании, что первый образует шелковистый налет на поверхности питательного раствора, а второй такового не образует. Позднее он идет еще дальше (Petersen, 1935, стр. 157), объединяя с *Hormidium flaccidum* несколько видов и разновидностей рода *Ulothrix*, упоминаемых в ряде предшествовавших работ других авторов. С другой стороны, Геринг пытается сузить те границы, в которых, по его мнению, можно более точно представлять себе *Hormidium flaccidum* в качестве самостоятельного вида. В цитированной выше работе он наряду с *Hormidium flaccidum* A. Br. sensu ampliore помещает также в перечень видов *Hormidium flaccidum* A. Br. sen. str., для которого приводит шесть форм, отличающихся некоторыми мелкими признаками.

Нет сомнения, что окончательное выяснение систематики *Ulothrichales* потребует еще некоторого времени и, может быть, большого числа специальных работ. Однако в свете имеющихся в настоящее время литературных данных и результатов анализа культур можно как будто бы наметить те пути, которые дадут возможность различать отдельных представителей упомянутого порядка даже по вегетативным признакам. Так, представители рода *Stichococcus* отличаются от представителей рода *Hormidium* отсутствием в клетках пиреноида, сильнее выраженной тенденцией нитей распадаться на отдельные клетки, причем последние, отделившись, обычно не закругляются на полюсах дугообразно, а всегда имеют усеченные концы с закруглениями только на углах. Представители рода *Hormidium* отличаются от таковых рода *Ulothrix* наличием менее массивного хроматофора, имеющего вид согнутой округлой или эллиптической пластинки (Fritsch, 1935, стр. 205), в то время как у представителей *Ulothrix* хроматофор крупнее, более массивен и имеет форму прямоугольной пластинки. Кроме того, для видов рода *Ulothrix* можно считать более типичным присутствие в нитях клеток, ширина которых превышает их длину. Наконец, в качестве видовых отличий *Hormidium flaccidum* от *Hormidium nitens* можно считать почти всегда бо́льшую у первого ширину нитей, частое присутствие клеток боченкообразной формы, отчего более явственно бросается в глаза некоторая перешнурованность нитей (ср. также описания этих двух видов в цитированной выше работе М. М. Голлербаха). Весьма возможно, что характер роста этих видов в культурах может дать дополнительный критерий для их разграничения, хотя это безусловно еще нуждается в проверке.

Hormidium flaccidum (название без автора!) упоминается в работе Беккереля (Becquerel, 1936) среди водорослей, развившихся в культурах, после того как пробы, на материале которых ставились культуры, были подвергнуты длительному высушиванию и действию температур, близких к абсолютному нулю.[1]

Еловый лес: на зеленых мхах, pH 5.0—5.28 (пробы 5, 7). Луг: в почве на глуб. 20 см, pH 6.15 (проба 50). Огород: на поверхности почвы, pH 6.5 (проба 55).

43. **Gloeotila protogenita** Kütz.? Heering, 1914, Ulothrichales in Pascher's Süsswasserflora, 6, S. 50, Fig. 59, 61.

Нити сравнительно длинные, довольно легко распадающиеся на отдельные клетки или куски, состоящие из 2—5 клеток. Клетки цилиндрические, не одинаковые по длине, что бросается в глаза уже при первом взгляде на нить. Хроматофор в виде загнутой пластинки, занимающий не более $^2/_3$ полости клетки, обычно довольно массивный, нередко более короткий, чем сама клетка, и потому оставляющий на полюсах последней незанятые пространства. Пиреноид всегда отсутствует. Размеры клеток: длина 8—16.7 μ, ширина 4.2—5.2 μ.

Водоросль, встреченная только в трех пробах, развивалась исключительно в водных культурах, причем всегда в небольшом количестве.

Род *Gloeotila* занимает промежуточное положение между родами *Stichococcus* и *Hormidium* (Printz, 1927, стр. 166). Как указывает Фрич (Fritsch, 1935, стр. 206, подстрочное примечание), он часто включается в род *Geminella*, хотя, с другой стороны, некоторые авторы признают его самостоятельность, считая характерными признаками отсутствие пиреноида и тенденцию нити к распадению на короткие куски. Однако сам Фрич, повидимому, считает существование этого рода спорным, так как в перечне родов семейства *Ulothrichaceae* (Fritsch, 1935, стр. 226) помещает его с вопросительным знаком.

Между тем отсутствие пиреноида может служить более или менее верным признаком, отличающим *Gloeotila* от *Hormidium*, правда, за исключением тех случаев, когда у последнего пиреноид тоже недостаточно ясно выражен. От рода *Stichococcus Gloeotila* отличается более мощным хроматофором, образованием более длинных и прочных нитей, а главное — наличием зооспор. К сожалению, зооспоры далеко не всегда удается обнаружить, и в таких случаях при разграничении этих родов приходится основываться на менее надежных признаках, какими являются длина нитей и «мощность» хроматофора. Естественно, что прийти к какому-либо окончательному заключению при таких обстоятельствах не всегда представляется возможным.

При просмотре культур перечисляемых ниже почвенных проб дело обстояло именно так. Зооспор у встреченной в культурах водоросли ни разу подметить не удалось, что как будто бы давало формальное право отнести ее к *Stichococcus*. Однако общий облик нитей, в особенности присутствие в них довольно прочно соединенных и сильно отличающихся по длине клеток (так, например, в одном случае при одной и той же ширине 4.2 μ, две смежные клетки имели длину, соответственно, 16.7 μ и 8.4 μ), говорит против принадлежности этой водоросли к роду *Stichococcus*. В то же время ее едва ли можно отнести и к *Hormidium*, хотя бы по причине постоянного отсутствия пиреноида. Таким образом, наиболее правиль-

[1] Более подробное описание экспериментов Беккереля см. на стр. 84 настоящей работы.

ным кажется отождествление ее с *Gloeotila*, причем из нескольких сходных видов этого рода она, несомненно, ближе всего к *Gloeotila protogenita* Kütz., от которой отличается часто наблюдающимся иным соотношением длины и ширины клеток (по диагнозу Геринга длина клеток превышает их ширину не более чем в 2 раза), а также несколько большей шириной клеток (по диагнозу Геринга ширина клеток равна 3.5—4 μ).

Интересно отметить, что наиболее широкие нити были встречены в почве, активная реакция которой приближалась к нейтральной. Не исключена возможность того, что здесь эти явления находятся в той же зависимости, которую установил М. М. Голлербах (1936, стр. 195) для *Nostoc punctiforme* и которая была отмечена в настоящей работе в примечании к *Anabaena variabilis*.

Беккерель (Becquerel, 1936) упоминает *Gloeotila protogenita* (без автора) в числе водорослей, которые были обнаружены в культурах проб, подвергавшихся предварительному длительному высушиванию и действию крайне низких температур.[1]

Еловый лес: в почве на глуб. 4—5 см, pH 3.5 (проба 17). Сосновый лес: в почве на глуб. 15 см, pH 4.0 (проба 37). Овсяное поле: на поверхности почвы, pH 6.5 (проба 54).

44. **Stichococcus minor** Naeg. Голлербах, 1936, Тр. Бот. инст., II, 3, стр. 255, табл. III, фиг. 5; Heering, 1914, Ulothrichales in Pascher's Süsswasserflora, 6, S. 52.

Клетки цилиндрические, в оптическом разрезе прямоугольные, до почти квадратных, со слегка закругленными углами, иногда несколько изогнутые, большей частью одиночные, образующие большие скопления, реже связанные в рыхлые цепочки по 2—4 клетки. Хроматофор один, в виде изогнутой пластинки, занимающий обычно ½—⅓ полости клетки, расположенный вдоль ее продольной стенки, бледнозеленый. Пиреноид отсутствует. Почти во всех клетках присутствуют мелкие зернистые включения, с возрастом клетки, повидимому, делающиеся все более явственными. В некоторых наиболее крупных (очевидно и более старых) клетках у полюсов хорошо видны крупные прозрачные капли, природу которых, к сожалению, выяснить не удалось. Размеры клеток: длина 2.8—14.6 μ, ширина 1.2—2.7 μ (рис. 23).

Эта водоросль развивалась одинаково хорошо в водных культурах и на агаре, причем почти во всех случаях была представлена в массовом количестве. Правда, оценка «массовое развитие», отнесенное в данном случае к особям, находящимся в состоянии отдельных клеток, дает не совсем правильное представление о действительном количестве индивидуумов, для которых типичной следует признать, как и для большинства представителей порядка *Ulothrichales*, нитчатую форму таллома. Однако тенденция к распадению на отдельные клетки у *Stichococcus minor* настолько велика, что, за редкими исключениями, наблюдать их связанными хотя бы в рыхлые цепочки почти совершенно не приходилось.

В отдельных случаях на агаре давала чистую поросль, представленную темнозелеными, неправильной формы пятнами, имевшими 0.5—1 см в поперечнике.

Еловый лес: на зеленых мхах, pH 5.0 (пробы 9, 10, 11); в почве на глуб. 0—3 см, pH 5.0 (проба 16). Сосновый лес: на зеленых мхах, pH 4.5—5.0 (пробы 26, 29, 31); на сфагновых мхах, pH 4.5 (проба 32). Луг: в почве на глуб. 0.5 см, pH 5.5 (проба 44).

---

[1] Подробнее об этих экспериментах см. стр. 84 настоящей работы.

45. **Stichococcus bacillaris** Naeg. sen. str. Голлербах, 1936, Тр. Бот. инст., II, 3, стр. 254; Heering, 1914, Ulothrichales in Pascher's Süsswasserflora, 6, S. 52, Fig. 64, 65, 67.

Клетки цилиндрические или коротко цилиндрические, в оптическом разрезе прямоугольные, некоторые с сильно закругленными углами, округло-квадратные или слегка яйцевидные, иногда неправильно изогнутые, большей частью рыхло соединенные в причудливо изогнутые нити или образующие короткие, легко распадающиеся цепочки, реже одиночные. Хроматофор стенкоположный, имеющий вид пластинки с загнутыми краями, занимающий около $^2/_3$ полости клетки, без пиреноида. Размеры клеток: длина 4.2—11.5 μ, ширина 4—5.2 μ (рис. 24).

В культурах эта водоросль встречалась преимущественно в водной среде, хотя в одном случае имело место ее массовое развитие на агаре. Именно на агаре было замечено образование более или менее длинных цепочек.

Рис. 23—24. *23 — Stichococcus minor* Naeg. (увел. 1000); *24 — Stichococcus bacillaris* Naeg. sen. strict. (увел. 750).

Вид *Stichococcus bacillaris* в настоящее время понимается в двух смыслах: либо как сборный вид, описанный первоначально Негели (Nägeli, 1849), со включением в него ряда отдельных, выделенных различными авторами, форм, либо, — если считается правомерным существование этих форм в качестве самостоятельных видов, — как вид *Stichococcus bacillaris* в узком смысле, соответствующий одной из упомянутых форм. К сожалению, многие исследователи не считают нужным указывать, в каком смысле следует понимать приводимое ими в списках название. Если при этом еще отсутствует критическое примечание (в особенности данные о размерах клеток), то становится невозможной и косвенная расшифровка понимания автором этого вида. Между тем некоторые из форм широко понимаемого *Stichococcus bacillaris* имеют достаточно существенные различия для того, чтобы считаться самостоятельными видами (например *Stichococcus minor*), и накопление фактов, выясняющих их биологию, представляло бы, несомненно, большой интерес. Просмотр многочисленных литературных материалов, касающихся *Stichococcus bacillaris*, показывает, что большая часть работ обладает указанным выше недостатком. Поэтому все данные, содержащиеся в них, приходится относить на счет *Stichococcus bacillaris* в широком смысле, что в значительной мере мешает получению правильного представления о свойствах входящих в него форм.

Stichococcus bacillaris Naeg. sensu ampliore является довольно широко распространенным аэрофильным видом. Способен выносить продолжительное высыхание, наивысший предел длительности которого, известный в настоящее время, равен 91 году (Becquerel, 1942). В сухом состоянии обнаруживает необыкновенную устойчивость против действия низких температур (Becquerel, 1936).[1] Помимо обитания на различных субстратах

---

[1] Об экспериментах Беккереля см. стр. 84 настоящей работы.

(камни, мхи, почва и т. д.), подвергающихся дневному освещению, он может существовать также в глубоких слоях почв, где был обнаружен на глубине 70—80 см (Moore a. Karrer, 1919; Moore a. Carter, 1926; Штина и Болышев, 1951), а Н. Н. Болышевым и Е. А. Манучаровой (1952) — даже глубже 1 м. Имеются данные, основанные на чистых культурах, что, произрастая в темноте, *Stichococcus bacillaris* сохраняет свою зеленую окраску (Charpentier, 1903b, стр. 393), а согласно Эдлиху (Edlich, 1936), даже вообще не может выносить сколько-нибудь длительной инсоляции. Как показали культуры, использованные для настоящей работы, образованию относительно длинных нитей способствует наличие органического питания, поскольку это явление наблюдалось главным образом на агаровой среде. То же самое показала Джемс (James, 1935), хотя ее данные, судя по примечанию и рисунку (1935, фиг. 1, J), можно с полной уверенностью относить не к *Stichococcus bacillaris* Naeg. в широком толковании, как считает, повидимому, сам автор, а к более узко понимаемому *Stichococcus minor* Naeg. По мнению М. М. Голлербаха (1936, стр. 255), для *Stichococcus bacillaris* sen. strict. условия водных культур с минеральными солями вообще являются неблагоприятными. Шмид (Schmid, 1927) тоже считает вредным длительное действие капельно-жидкой воды на эту водоросль. С другой стороны, по данным Эдлиха (Edlich, 1936), при воздушном образе жизни клетки *Stichococcus bacillaris* быстро убывают в величине при снижении относительной влажности воздуха до 95%. Дальнейшее ее снижение влечет за собой даже принятие клетками шаровидной формы.

Таким образом, присутствие парообразной воды в воздухе, очевидно, совершенно необходимо для нормального развития *Stichococcus bacillaris*. В то же время Эдлих (Edlich, 1936) считает, что в силу вышесказанного выделение отдельных видов *Stichococcus* по признаку большей или меньшей величины клеток нельзя признать обоснованным.

Еловый лес: на зеленых мхах, pH 5.0 (пробы 6, 7); на сфагновых мхах, pH 5.0 (проба 13); в почве на глуб. 0—3 см, pH 5.0 (проба 16). Сосновый лес: на сфагновых мхах, pH 4.05 (проба 35); в почве на глуб. 10—15 см, pH 4.0—4.5 (пробы 36, 37).

46. **Stichococcus variabilis** W. et G. S. West.? Голлербах, 1936, Тр. Бот. инст., II, 3. стр. 256, табл. III, фиг. 7.

Клетки неправильной формы, обычно одиночные, иногда связанные по две в бисквитообразные фигуры или по несколько в короткие цепочки. Хроматофор один, стенкоположный, бледнозеленый, без пиреноида. Размеры клеток (применительно к наиболее правильным по форме): длина 6.3—16.2 μ, ширина 4.8—7.2 μ.

Эта водоросль развивалась одинаково хорошо в водных и агаровых культурах, причем почти всегда была представлена в массовом количестве. При наличии столь обильного материала определение этой водоросли, разумеется, не могло представить серьезных затруднений. Но в данном случае точность определения не снимает сомнения в том, действительно ли мы имеем здесь дело со *Stichococcus variabilis*, поскольку правомерность существования этого вида вполне можно оспаривать. Неопределенность формы клеток (наряду с сильно неправильными встречаются и более или менее правильные), большая вариабильность их величины, наличие пиреноида в одних случаях и отсутствие его в других — все это дает основания полагать, что под названием *Stichococcus variabilis* искусственно объединяются различные водоросли порядка *Ulothrichales* и, возможно, как предполагает М. М. Голлербах (1936), сюда оказываются также вклю-

ченными патологические формы некоторых уже известных видов. Однако у водоросли, встреченной в перечисляемых ниже пробах, стойким признаком являлось постоянное отсутствие пиреноида, что дает основание отнести ее к числу представителей рода *Stichococcus*. В силу свойственных ей других особенностей она могла быть отождествлена только со спорным видом *Stichococcus variabilis*, истинная природа и положение в системе которого могут быть выяснены, несомненно, лишь проведением специальных работ.

Еловый лес: на зеленых мхах, pH 5.0 (проба 11); на сфагновых мхах, pH 4.5—5.0 (пробы 13, 15); в почве на глуб. 0—5 см, pH 3.5—5.0 (пробы 16, 17).

47. **Trentepohlia odorata** (Wigg.) Wittrock. Heering, 1914, Ulothrichales in Pascher's Süsswasserflora, 6, S. 124, Fig. 174.

Нити длинные, сильно разветвленные. Ветви расходятся иногда почти под прямым углом, что, в связи с их длиной, дает возможность одному экземпляру этой водоросли занять довольно значительную поверхность субстрата. Клетки неправильно шаровидные, эллипсоидные, продолговатые, с толстой оболочкой, почти все вздутые посредине и суженные, правильно цилиндрические на концах. Размеры клеток: длина 25—52.8 μ, ширина 14.1—26.6 μ.

Гаметангии интеркалярные, около 30 μ в диаметре. Выхода гамет не наблюдалось.

Еловый лес: на стволе старой березы, на выс. около 1.5 м (проба 1); на стволах старых елей, на выс. 0.5 м (пробы 2, 3).

48. **Leptosira Mediciana** Borzi, Heering, 1914, Ulothrichales in Pascher's Süsswasserflora, 6, S. 106, Fig. 155.

Слоевище стелющееся, ветвистое. Ветви короткие, вторично почти не ветвящиеся, слегка суживающиеся к концам. Иногда слоевище бывает представлено прямыми короткими цепочками клеток, плотно соединенных между собой. Клетки эллипсоидные, яйцевидные, бочонкообразные, с толстой оболочкой, нередко с зернистым протопластом. Хроматофор один, пластинчатый, заполняющий почти всю клетку, без пиреноида. Размеры клеток: длина 12.5—29.3 μ, ширина 9.4—21 μ.

Эта водоросль развивалась только в водных культурах. Ее слоевища в виде темнозеленых точек встречались на пленке водорослей, покрывающей поверхность питательного раствора, а также на боковых стенках колбы. Кроме того, она была найдена на пластинках протонемы сфагна и на мертвых листьях последнего (вместе с *Ankistrodesmus convolutus*).

Некоторые данные о морфологии этой водоросли, а также о процессе образования у нее зооспор уже опубликованы нами ранее (Зауер, 1952).

Еловый лес: на сфагновых мхах, pH 4.0—4.5 (пробы 14, 15). Сосновый лес: на зеленых мхах, pH 5.0 (пробы 26, 27); на сфагновых мхах, pH 4.5 (проба 33); в почве на глуб. 10—15 см, pH 4.0—4.5 (пробы 36, 37).

49. **Pleurastrum terrestre** Fritsch et John. 1942, Ann. of Bot., VI, 23, p. 383, fig. 5, i—k.

Слоевище стелющееся, ветвистое. Ветви довольно короткие, нередко суживающиеся к концам, иногда в свою очередь дающие короткие ответвления, в некоторых случаях слегка искривленные, но в общем всегда распростертые в горизонтальном направлении без видимого порядка. Часто ветви бывают почти не выражены вследствие того, что деление клеток происходит в трех плоскостях, и короткие выросты, тесно сближенные

на небольшом пространстве, придают слоевищу характерный вид грозди («плеврококкоидный» тип роста). Хроматофор лопастной, интенсивно зеленый, занимающий до 4/5 полости клетки, с отчетливым пиреноидом. Размеры клеток: длина 7.2—29.3 μ, ширина 6.3—20.9 μ (рис. 25).

Более полный материал по морфологии этой водоросли, а также данные о ее размножении и систематическом положении уже опубликованы нами ранее (Зауер, 1953).

Еловый лес: на зеленых мхах, pH 5.0 (пробы 6, 7, 8, 9, 11); на сфагновых мхах, pH 5.0 (проба 13); в почве на глуб. 0—3 см, pH 5.0 (проба 16). Сосновый лес: на сфагновых мхах, pH 4.5—5.04 (пробы 32, 34). Луг: в почве на глуб. 0.5 см, pH 5.15—5.54 (пробы 44, 45, 46). Огород: на поверхности почвы, pH 6.5 (проба 55).

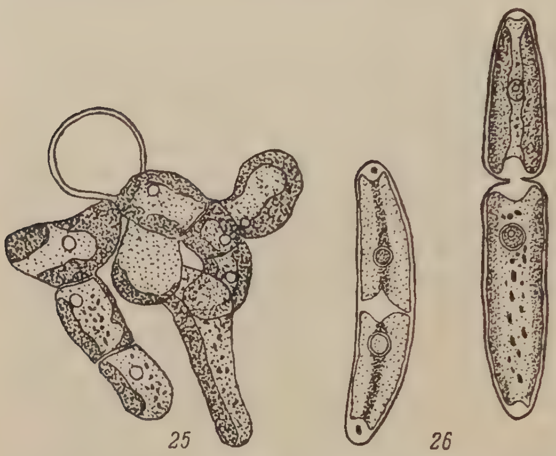


Рис. 25—26. *25 — Pleurastrum terrestre* Fritsch et John (увел. 1000); *26 — Closterium pusillum* Hantzsch (увел. 1000).

50. **Microthamnion Kützingianum** Naeg. Голлербах, 1936, Тр. Бот. инст., II, 3, стр. 267.

Слоевища очень маленькие, представленные несколькими радиально расходящимися ответвлениями. Клетки преимущественно цилиндрические, реже коротко цилиндрические. Хроматофор пластинчатый, без пиреноида. Ширина клеток около 3 μ, длина их около 3 раз превышает ширину.

Луг: в почве на глуб. 0—0.5 см, pH 6.15 (проба 42). Овсяное поле: на поверхности почвы, pH 6.5 (проба 54).

Порядок **Oedogoniales**

51. **Oedogonium** sp. ster. Нити длинные, с едва заметными перетяжками в местах соединения клеток. Клетки удлиненно-цилиндрические, некоторые слегка изогнутые и расширяющиеся на одном конце. Кое-где на протяжении нити встречаются характерные «колпачки», одевающие один из полюсов той или иной клетки. Хроматофор сильно рассеченный на мелкие доли. Почти во всех случаях хорошо заметно ядро. Размеры клеток: длина 16.7—30.3 μ, ширина 9.4—12.5 μ.

Водоросль развивалась только в водных культурах, причем наилучшими для нее были, несомненно, условия жизни в толще раствора или на поверхности последнего. Нити, обнаруженные на боковой стенке колбы выше уровня раствора, оказались сильно плазмолизированными и несли на себе следы угнетения.

Луг: в почве на глуб. 0.5—10 см, pH 5.15—5.5 (пробы 44, 46, 47, 48).

Порядок **Vaucheriales**

52. **Vaucheria** sp. ster. Сифоны довольно сильно разветвленные, имеющие ширину 34.1—38.8 μ, слегка суживающиеся к концам, где их ширина доходит до 29.7 μ.

Водоросль образовывала хорошо видимый даже невооруженным глазом (в особенности в осеннее время) темнозеленый войлок на поверхности почвы. При перенесении во влажную камеру этот войлок через короткий промежуток времени спадался, а составлявшие его сифоны сливались в зеленую слизистую массу, что, как было замечено, находилось в прямой зависимости от повышения температуры воздуха. В культурах на питательных средах водоросль не развивалась.

Представители рода *Vaucheria* являются весьма распространенными в почвах. Поэтому досадно, что в нашем случае ввиду отсутствия генеративных органов эта водоросль не могла быть определена до вида.

Огород: на поверхности почвы, pH 6.5 (проба 55).

Порядок **Desmidiales**

53. **Closterium pusillum** Hantzsch, Krieger, 1935, Desmidiaceen in Rabenh. Krypt.-Flora, XIII, Abt. I, Lief. 2, S. 279, Taf. 14, Fig. 6.

Клетки слабо изогнутые, постепенно и незначительно суживающиеся к тупым, равномерно закругленным концам. Хроматофоры темнозеленые, с одной довольно широкой продольной полосой, содержащие по одному пиреноиду в каждой полуклетке. Конечные вакуоли содержат по одному крупному кристаллу, реже последние вообще отсутствуют. Размеры клеток: длина 31.4—38.6 μ, ширина 8.4 μ (рис. 26).

Этот вид встречен в небольшом числе экземпляров всего лишь в одной водной культуре луговой почвы. Наилучшее развитие его, сопровождавшееся интенсивным делением клеток, можно было наблюдать в толстой пленке, образованной преимущественно нитчатыми водорослями (*Hormidium nitens*, *Ulothrix variabilis*, *Phormidium autumnale*) и затягивавшей поверхность питательного раствора. В материале, взятом с боковой стенки колбы немного выше уровня раствора, были обнаружены только клетки с дезорганизованным содержимым, заполненные каплеобразными включениями.

Типичная форма *Closterium pusillum* Hantzsch до последнего времени почти не была известна как водоросль, способная развиваться в почве. Лишь К. И. Мейер (1937а, стр. 40) указывает ее для почвы одного из болот Московской области, а Э. А. Штина и Н. Н. Болышев (1951, стр. 114)— для почвы пахотного поля Кировской области. В иностранной литературе содержатся немногочисленные указания (West W. a. G. S. 1904; James, 1935; Fritsch a. John, 1942) на нахождение в почвах только разновидности этого вида — *C. pusillum* Hantzsch. var. *monolitum* Wittr. Таким образом, этот вид, повидимому, нельзя считать широко распространенной почвенной водорослью. Возможно, однако, что он часто не развивается в культурах вследствие длительного высушивания, которому подвергают пробы перед посевом некоторые исследователи и которого, по мнению К. И. Мейера (1937а, стр. 35), не выносят десмидиевые водоросли. Но в то время как он сам, так же как, например, и Джемс (James, 1935), действительно применял для постановки культур свежесобранные, невысушенные почвы, материал нашей пробы сохранялся в воздушно-сухом состоянии в течение более чем 5 месяцев, что, однако, не повлияло на жизнеспособность *Closterium pusillum*. Способность его противостоять высыханию, очевидно, еще нуждается в изучении.

Луг: в почве на глуб. 0.5 см, pH 5.5 (проба 44).

Тип *XANTHOPHYTA*

Порядок **Heterococcales**

54. **Chloridella neglecta** Pascher, 1937, Heterokonten in Rabenh. Krypt.-Flora, XI, Lief. 3, S. 361, Fig. 230, 231, 232; — *Chlorobotrys neglecta* Pascher et Geitler, Pascher, 1925, Heterokonten in Pascher's Süsswasserflora, 11, S. 50, Fig. 32.

Клетки шаровидные, одиночные, иногда собранные группами, с тонкой оболочкой. Хроматофоры в числе 3—4, стенкоположные, желто-зеленые. В некоторых клетках заметны маленькие красноватые капли. Диаметр клеток 6.3—10.5 μ.

Эта водоросль развивалась только в водных культурах, где обитала обычно вместе с другими видами в налете на боковой стенке колбы близ уровня питательного раствора.

Chloridella neglecta (под устаревшим названием *Chlorobotrys neglecta* Pasch. et Geitl.) указывается Н. Н. Болышевым и Е. А. Манучаровой (1952) для южной тяжелосуглинистой черноземной почвы района низовья Дона. Однако в общем данных о встречаемости этой водоросли еще недостаточно для того, чтобы делать какие-либо определенные заключения о ее биологии.

Сосновый лес: на сфагновых мхах, pH 4.5 (проба 32); в почве на глуб. 15 см, pH 4.0 (проба 37). Луг: в почве на глуб. 0—0.5 см, pH 6.5—7.0 (проба 41). Овсяное поле: на поверхности почвы, pH 6.5 (проба 54).

55. **Botrydiopsis arhiza** Borzi, Pascher, 1937, Heterokonten in Rabenh. Krypt.-Flora, XI, Lief. 3, S. 387, Fig. 109, 113, 244—257.

Клетки шаровидные, очень редко слегка эллипсоидные (отношение ширины к длине не превышает 1 : 1.2), с тонкой оболочкой, одиночные или собранные в небольшие группы, всегда без видимой слизи. Хроматофоры многочисленные, дисковидные, эллиптические или слегка неправильные, стенкоположные, желтовато-зеленые, в более старых клетках (повидимому готовящихся к спорообразованию) иногда теряющие ясность контуров. В таких клетках протопласт приобретает обычно мелкозернистую структуру, причем нередко в нем появляются крупные каплеобразные включения, природу которых установить не удалось (ср. Pascher, 1937, фиг. 246). Диаметр клеток 9.4—30.6 μ. Наиболее часто встречающимися являются клетки диаметром около 15 μ.

Развитие этой водоросли в культурах было приурочено исключительно к водной среде, причем во всех восьми колбах, в которых она была обнаружена, ее можно было найти либо на дне колб, либо, — что случалось гораздо реже, — в пленке, затягивавшей поверхность раствора, и никогда на поверхности стекла выше уровня жидкости. Встречалась она всегда в небольшом количестве, ни разу не показав массового развития.

Botrydiopsis arhiza — водоросль, очень распространенная в водных местообитаниях. Указаний же на ее почвенный или воздушный образ жизни в литературе пока еще очень мало.

Еловый лес: на зеленых мхах, pH 5.0 (пробы 6, 10); на сфагновых мхах, pH 5.0 (проба 13); в почве на глуб. 0—5 см, pH 3.5—5.0 (пробы 16, 17). Сосновый лес: на зеленых мхах, pH 4.5—5.0 (пробы 26, 30). Луг: в почве на глуб. 10 см, pH 5.46 (проба 47). Огород: на поверхности почвы, pH 6.5 (проба 55).

56. **Chlorobotrys polychloris** Pascher, 1938, Heterokonten in Rabenh. Krypt.-Flora, XI, Lief. 5, S. 656, Fig. 503, 504, 517, 518.

Клетки шарообразные, иногда слегка сплюснуто-шарообразные, с толстой оболочкой, каждая погружена в бесцветную, но ясно заметную слизистую капсулу, достигающую 4 μ толщины. Кроме этих индивидуальных капсул существуют еще капсулы общие, столь же ясно очерченные, объединяющие в себе обычно по две клетки. Хроматофоры многочисленные, дисковидные или слегка неправильные, бледнозеленые, распределены в клетке неравномерно. В протопласте всегда заметно несколько мелких зерен (капель?), отсвечивающих красным цветом. Диаметр клеток (без слизи) 6.4—17.7 μ.

Повидимому, наиболее благоприятной для развития этой водоросли является водная среда: в водных культурах, находясь, как правило, в погруженном состоянии, она развивалась несравненно лучше, чем на агаре. В единственной же агаровой культуре, где она была обнаружена, попадались всегда несколько угнетенные и наиболее мелкие экземпляры.

Луг: в почве на глуб. 0.5 см, pH 5.5 (проба 44). Овсяное поле: на поверхности почвы, pH 6.5 (проба 54). Огород: на поверхности почвы, pH 6.5 (проба 55).

57. **Bumilleriopsis Peterseniana** Visch. et Pasch. Vischer, 1936, Ber. d. Schweiz. bot. Ges., 45, S. 373, Fig. 1; Pascher, 1939, Heterokonten in Rabenh. Krypt.-Flora, XI, Lief. 6, S. 835, Fig. 691, 693, 696, 697, 698.

Клетки одиночные, молодые — округлые, взрослые — цилиндрические, реже эллипсоидные, яйцевидные или грушевидные, в большинстве случаев неправильные, изогнутые или перетянутые посередине, на концах почти не суживающиеся, широко закругленные. Оболочка толстая, состоящая из двух неравных частей, что особенно хорошо заметно на клетках, по той или иной причине утерявших свое содержимое. Хроматофоры дисковидные, эллиптические или неправильной формы, во взрослых клетках многочисленные, в молодых иногда по два, желто-зеленые. Как правило, почти всегда в протопласте имеются одно или два мелких зернышка, отсвечивающих красным цветом, а в наиболее крупных клетках — большие каплеобразные включения невыясненного происхождения. Размеры клеток: длина 12—24 μ (отдельные старые клетки до 51.2 μ), ширина 5.4—11.7 μ (отдельные старые клетки до 37.6 μ); диаметр молодых клеток 6.3—13.5 μ (рис. 27).

Встреченная всего в пяти почвенных пробах (в одном случае с глубины 25 см), эта водоросль лучше развивалась в водных культурах, хотя присутствие ее (обычно с оценкой «единично») было констатировано также и на агаре. Чаще всего ее можно было найти в налете на боковой стенке колбы выше уровня питательного раствора. Массовое развитие наблюдалось только в одной водной культуре.

Bumilleriopsis Peterseniana Visch. et Pasch. в качестве самостоятельного вида описан сравнительно недавно (Vischer, 1936). Нужно, однако, заметить, что о встречаемости его в почвах можно судить также на основании некоторых работ, опубликованных до времени его описания, в которых он фигурировал под названием *Bumilleriopsis brevis* (Gern.) Printz (Petersen, 1928a, 1928b, 1935; Голлербах, 1936). В настоящее время отличия последнего вида от *Bumilleriopsis Peterseniana* ясно установлены Пашером в его монографии (Pascher, 1939), но, разумеется, они не могли быть известны ни Петерсену, ни М. М. Голлербаху, не располагавшими, повидимому, достаточно полным для выделения особого вида собственным материалом. Между прочим, М. М. Голлербах отмечает несоответствие некоторых признаков встреченной им водоросли диагнозу *Bumilleriopsis*

brevis (Gern.) Printz и выражает сомнение в возможности полного отождествления ее с последним видом.

В последнее время А. М. Матвиенко (1951) описала еще один почвенный вид *Bumilleriopsis* — *Bumilleriopsis terricola* Matv. Указывая на то, что водоросль, обозначенная М. М. Голлербахом как *Bumilleriopsis brevis* (Gern.) Printz, без сомнения идентична *Bumilleriopsis Peterseniana* Visch. et Pasch., она приводит также некоторые сравнительные данные, касающиеся *Bumilleriopsis Peterseniana* и *Bumilleriopsis terricola*.

Если попытаться свести воедино те основные признаки, которые указываются для отдельных видов *Bumilleriopsis* в работах Фишера (Vischer, 1936), Пашера (Pascher, 1939), А. М. Матвиенко (1951), а также

Рис. 27—28. *27* — *Bumilleriopsis Peterseniana* Visch. et Pasch. (увел. 750); *28* — *Heterothrix exilis* Pascher (увел. 1000).

Фрича и Джона (Fritsch and John, 1942), и сопоставить их с результатами наших собственных наблюдений, то можно составить довольно наглядную сравнительную таблицу (табл. 12).

Таблица 12

Сравнительные признаки видов рода *Bumilleriopsis*

Bumilleriopsis brevis (Gern). Printz.	*Bumilleriopsis Peterseniana* Visch. et Pasch.	*Bumilleriopsis terricola* Matv.
Клетки ясно цилиндрические, с неравными суживающимися концами, часто изогнутые.	Клетки эллиптические, яйцевидные (молодые даже округлые!), иногда коротко цилиндрические, широко закругленные на концах, часто с перетяжками, изогнутые или головчатые.	Клетки яйцевидные или продолговато-эллипсоидные, с округленными концами, никогда не бывают изогнутыми или головчатыми.
Хроматофоры многочисленные.	Хроматофоры многочисленные.	Автоспоры имеют 1 хроматофор, взрослые клетки 4—8.
Подвижные стадии есть.	Подвижные стадии есть.	Подвижные стадии не наблюдаются.
Длина клетки превышает ее ширину в среднем в 5—6 раз.	Длина клетки превышает ее ширину в среднем в 3—4 раза.	Длина клетки превышает ее ширину в среднем около 2 раз.

Еловый лес: в почве на глуб. 25 см, pH 5.3 (проба 20). Луг: в почве на глуб. 0.5, см, pH 5.15—5.5 (пробы 44, 45, 46). Овсяное поле: на поверхности почвы, pH 6.5 (проба 54).

Порядок **Heterotrichales**

58. **Heterothrix exilis** Pascher, 1939, Heterokonten in Rabenh. Krypt.-Flora, XI, Lief. 6, S. 921, Fig. 774, 777b.

Нити обычно короткие, едва заметно перешнурованные в местах соединения клеток. Клетки от цилиндрических до коротко цилиндрических, с параллельными продольными стенками. Оболочка клеток тонкая. Н-образные фигуры заметны лишь на концах нитей. Хроматофоров два, в виде стенкоположных пластинок, заполняющих почти всю полость клетки. В протопласте всегда присутствует небольшое количество зернистых включений. Размеры клеток: длина 4.2—10.5 μ, ширина 3.6—4.2 μ (рис. 28).

Эта водоросль развивалась только в водных культурах, где в качестве субстрата предпочитала боковые стенки колбы как выше, так и ниже уровня питательного раствора. Несколько раз была обнаружена в массовом количестве, причем это имело место главным образом тогда, когда вместе с нею развивалось мало других, конкурирующих, видов. В присутствии же большого числа последних, повидимому, довольно быстро погибала, о чем свидетельствовали встречавшиеся иногда скопления мертвых нитей.

Луг: в почве на глуб. 0.5 см, pH 5.5 (проба 44). Огород: на поверхности почвы, pH 6.5 (проба 55).

59. **Heterothrix Bristoliana** Pascher, 1939, Heterokonten in Rabenh. Krypt.-Flora, XI, Lief. 6, S. 924, Fig. 778. — *Bumilleria exilis* Klebs., Голлербах, 1936, Тр. Бот. инст., II, 3, стр. 274, табл. III, фиг. 19—20; Bristol, 1920a, Ann. of Bot., XXXIV, p. 78, fig. 1.

Нити довольно короткие, часто коленчато изогнутые или как бы изломанные, без перетяжек или слегка перешнурованные, что особенно бросается в глаза, когда клетки имеют бочонкообразную форму. Клетки от цилиндрических до удлиненно-цилиндрических, с параллельными или слегка вздутыми боковыми стенками, отчего они принимают бочонкообразную, а в случае, если вздутие смещено к одному из полюсов, бутыльчатую или даже грушевидную форму. Оболочка довольно толстая, но Н-фигуры весьма неявственны. Хроматофоров много (до 14), они мелкие, дисковидные или слегка неправильной формы, бледнозеленые. Размеры клеток: длина 7.2—18.8 μ, ширина 3.6—4.8 μ.

Эта водоросль культивировалась как в водной, так и на агаровой среде, причем лучше всего развивалась на боковых стенках колб выше уровня питательного раствора или агара. Ни разу не была встречена в массовом количестве.

Луг: в почве на глуб. 0—0.5 см, pH 5.5—7.0 (пробы 41, 44). Овсяное поле: на поверхности почвы, pH 6.5 (проба 54). Огород: на поверхности почвы, pH 6.5 (проба 55).

60. **Tribonema minus** Hazen.? Pascher, 1939, Heterokonten in Rabenh. Krypt.-Flora, XI, Lief. 6, S. 963, Fig. 813—816; Голлербах, 1936, Тр. Бот. инст., II, 3, стр. 276.

Нити довольно длинные, в местах соединения клеток слабо перешнурованные, иногда (повидимому при образовании покоящихся спор) распа-

дающиеся на отдельные отрезки по 2—4 клетки в каждом. Клетки цилиндрические, в большинстве случаев по бокам слегка вздутые, часто не вполне правильной формы. Оболочки толстые, Н-фигуры большей частью хорошо заметны. Хроматофоров 2—4, представленных изогнутыми, неопределенной формы пластинками. Размеры клеток: длина 9.8—13.5 μ, ширина 5.2—5.6 μ.

Водоросль встречена всего лишь в одной водной культуре, где она вместе с другими водорослями участвовала в образовании желто-зеленого налета на боковой стенке колбы, а также была обнаружена в массовом количестве вместе с некоторыми синезелеными в рассеянных по этому налету слизистых бляшках. Последние были бесцветными или обладали оливковым оттенком и имели в диаметре около 2 мм.

Нет сомнения, что эта водоросль относится к числу представителей рода *Tribonema*. К сожалению, массовый и чрезвычайно единообразный материал, который содержался в культуре, все же не позволил окончательно установить ее видовую принадлежность, так как она не может быть с уверенностью отождествлена ни с одним из видов *Tribonema*, содержащихся в монографии Пашера (Pascher, 1939), так же как и с водорослями, приводимыми под названием *Tribonema minus* М. М. Голлербахом (1936) и Джемс (James, 1935).

Луг: в почве на глуб. 0.5 см, pH 5.5 (проба 44).

Тип *BACILLARIOPHYTA*

Порядок **Centrales**

61. **Melosira islandica** O. Müll. Диатомовый анализ, 1949, 2, стр. 21, табл. 2, рис. 8.

Створки цилиндрические, 8.9—14.7 μ в диаметре, 10.2—14 μ высоты. Борозды, так же как и ложные борозды, неглубокие. Ряды пор слегка наклонные и изогнутые, сравнительно частые: 11—14 рядов в 10 μ. Пор 11—15 в 10 μ.

Эта водоросль встречена в виде единичных мертвых экземпляров в двух пробах.

Вневодный образ жизни совершенно несвойствен этой водоросли. Поэтому естественно предположить, что в обоих указываемых ниже местообитаниях она является видом случайным.

Сосновый лес: на сфагновых мхах, pH 5.04 (проба 34). Огород: на поверхности почвы, pH 6.5 (проба 55).

62. **Melosira ambigua** (Grun.) O. Müll. Диатомовый анализ, 1949, 2, стр. 22, табл. 2, рис. 7, а, б.

Створка узко цилиндрическая, 4.8 μ в диаметре, 10.9 μ высоты. Борозда глубокая. Шейка ясно выражена. Диск окружен венцом мелких шипиков. Ряды пор полого-спиральные, 18 рядов в 10 μ. Пор 17 в 10 μ.

Характеризуемая А. П. Жузе (1939, стр. 31) как типичная для планктона эутрофных водоемов, эта водоросль встречена лишь в виде единственного мертвого экземпляра. Едва ли указываемое ниже местообитание можно считать для нее характерным.

Еловый лес: на зеленых мхах, pH 5.0 (проба 8).

63. **Cyclotella Kützingiana** Thwaites var. **Schumannii** Grun. Диатомовый анализ, 1949, 2, стр. 51, табл. 14, рис. 4.

Створка круглая. Штриховка занимает половину ее поверхности по периферии. Штрихов 15—16 в 10 μ, они тонко пунктированы, радиаль-

ные, все одинаковой длины. Центральная часть покрыта беспорядочно и густо расположенными точками, что является характерным признаком разновидности. Диаметр створки 11.9 μ.

Встречен всего один мертвый экземпляр в одной моховой пробе. Эта водоросль является водной, планктонной формой и, без сомнения, не характерна для указанного местообитания.

Еловый лес: на зеленых мхах, pH 5.0 (проба 7).

Порядок **Pennales**

64. **Tabellaria fenestrata** (Lyngb.) Kütz. Диатомовый анализ, 1950, 3, стр. 16, табл. 4, рис. 4, а—в.

Одна клетка этой водоросли со сморщенными зелеными хроматофорами была обнаружена при просмотре выжимки из свежесобранного мха *Entodon Schreberi*. Измерений, к сожалению, произвести не удалось. При повороте клетки в положение пояском вверх было замечено наличие двух септ и установлена полная сохранность всего кремнеземистого панцыря в целом.

Присутствие ее в данном местообитании, несомненно, нужно считать случайным.

Еловый лес: на зеленых мхах, pH 5.0 (проба 4).

65. **Tabellaria flocculosa** (Roth.) Kütz. Диатомовый анализ, 1950, 3, стр., 16. табл. 4, рис. 8, а—в.

Вставочные пояски этой водоросли (длина 22.2—49.5 μ, ширина на середине 4.8—6.8 μ, у концов 2.7—5.4 μ) в небольшом количестве были встречены в четырех пробах. Вполне характерным для нее можно считать только два из них, взятые в сфагновом сосняке. Нахождение ее поясков в дерновине *Dicranum undulatum* в еловом лесу, повидимому, связано с присутствием живых экземпляров. Для почвенных же местообитаний неболотного типа, к каким относится луговая проба, *Tabellaria flocculosa* до сих пор не указывалась, а потому присутствие ее здесь можно считать случайным.

Еловый лес: на зеленых мхах, pH 5.0 (проба 8). Сосновый лес: на сфагновых мхах, pH 4.05 (проба 35); в почве на глуб. 10 и 20 см, pH 4.0—4.5 (пробы 36, 38). Луг: в почве на глуб. 10 см, pH 5.46 (проба 47).

66. **Diatoma elongatum** (Lyngb.) Ag. var. **tenuis** (Ag.) V. Heurck. Диатомовый анализ, 1950, 3, стр. 26, табл. 8, рис. 8, а—в.

Створка ланцетная, с тупыми концами. Ребер 6, штрихов около 15 в 10 μ. Размеры клетки: длина 21.5 μ, ширина 5.9 μ.

Встречена всего одна мертвая створка в дерновине *Entodon Schreberi*, оказавшаяся единственной диатомовой в пробе. Водоросль эта ни в какой мере не является аэрофильной, и присутствие ее в нижеуказанном местообитании можно считать случайным.

Сосновый лес: на зеленых мхах, pH ~5.0 (проба 27).

67. **Eunotia praerupta** Ehr. Диатомовый анализ, 1950, 3, стр. 66, табл. 22, рис. 9, а—в.

Створки толстые, на брюшной стороне слабо изогнутые, на спинной — довольно сильно вздутые, но заметно перетянутые у концов. Концы почти всегда плоско усеченные, иногда слегка загибающиеся в верхней части на спинную сторону. Штриховка грубая, неравномерная, редкая. Штрихи часто неправильно искривленные, по 7—12 в 10 μ. Размеры створок: длина 29.4—51.8 μ, ширина 6—12.2 μ (рис. 29).

Эта водоросль не была встречена в живом состоянии (за исключением *E. praerupta* var. *muscicola*, о чем см. примечание к этой разновидности) ни в культурах, ни в свежесобранном материале. Однако можно предполагать, что створки ее, которые в небольшом числе были находимы в почве и мхах, не занесены сюда случайно, а служат лишь доказательством наличия здесь живых клеток.

Рассматриваемая как холодолюбивая и преимущественно гидрофильная форма (Жузе, 1939), *Eunotia praerupta* тем не менее многими исследователями указывается также и для воздушных местообитаний. Так, Бегер (Beger, 1928) приводит ее вместе с var. *curta* для 18 моховых проб из Альп. Петерсен (Petersen, 1928b) обнаружил ее в верещатниках Исландии.[1] С обозначением «форма» она имеется в списке Лунда (Lund, 1946), который нашел ее в одной из лесных почв Англии.

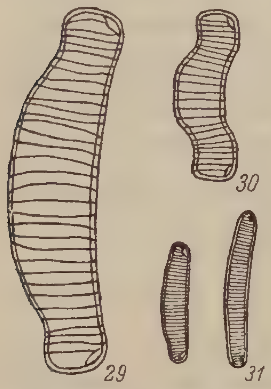


Рис. 29—31. *29 — Eunotia praerupta* Ehr. (увел. 1000); *30 — Eunotia praerupta* Ehr. var. *muscicola* Boye Petersen (увел. 1000); *31 — Eunotia tenella* (Grun.) Hust. (увел. 1000).

Для Советского Союза до настоящего времени в качестве аэрофильной или почвенной водоросли не указывалась.

Явно предпочитая для жизни кислую среду (повидимому pH, не превышающее 6), она все же способна выносить некоторое подщелачивание, а также и минерализацию, о чем говорят находки ее в солоноватых водоемах (Порецкий, 1940).

Интересно отметить, что почти всегда *Eunotia praerupta* встречалась в небольшом количестве (иногда лишь единичными экземплярами), нигде не показывая массового развития.

Еловый лес: на зеленых мхах, pH 5.0 (пробы 8, 11); на сфагновых мхах, pH 4.0 (проба 14); в почве на глуб. 0—3 и 18 см, pH 4.46—5.0 (пробы 16, 19). Сосновый лес: в почве на глуб. 20—24 см, pH 4.24—5.22 (пробы 38, 39). Луг: в почве на глуб. 0.5—10 см, pH 5.46—5.5 (пробы 44, 47).

68. **Eunotia praerupta** Ehr. var. **muscicola** Boye Petersen. Диатомовый анализ, 1950, 3, стр. 67, табл. 23, рис. 2; Petersen, 1928a, Bot. of Iceland, II, 8, p. 377, fig. 3. Отличается от вида сильно изогнутой створкой с почти параллельными брюшной и спинной сторонами. Концы на брюшной стороне совершенно прямые (т. е. параллельны продольной плоскости симметрии створки), на спинной — слегка приподняты вверх. Штриховка в центральной части несколько реже, чем на концах. Штрихов 10 в 10 μ. Размеры створок: длина около 22 μ, ширина 7.5 μ (рис. 30).

В культурах эта водоросль не развивалась, но была в живом состоянии встречена при просмотре свежесобранного материала указываемой ниже почвенной пробы.

Огород: на поверхности почвы, pH 6.5 (проба 55).

69. **Eunotia tenella** (Grun.) Hust. Диатомовый анализ, 1950, 3, стр. 67, табл. 23, рис. 9, а—г.

Створки слабо изогнутые, иногда с совершенно прямой брюшной стороной, слегка суживающиеся (часто даже внезапно спадающие) к кон-

---

[1] В списке водорослей Петерсена она помещена под названием *Eunotia praerupta* Ehr. f. *curta* Grun. В настоящее время эта форма считается синонимом *Eunotia praerupta* Ehr. (Диатомовый анализ, 1950, 3, стр. 66).

цам, в некоторых случаях не суживающиеся вовсе, имеющие одинаковую ширину по всей своей длине при полной параллельности спинной и брюшной сторон. Концы плавно закругленные, реже слегка усеченные. Штрихов 18—23 (в отдельных случаях до 25) в 10 μ. Размеры створок: длина 11.9—30.1 μ, ширина 2.7—3.7 μ (рис. 31).

Eunotia tenella, встреченную только в мертвом состоянии, едва ли можно причислить к типичным аэрофильным водорослям. Очевидно, наиболее свойственными ей местообитаниями можно считать достаточно обводненные болотные почвы, а также сформировавшиеся болота, главным образом сфагновые, подтверждением чему являются данные и мнения многих исследователей (Steinecke, 1922 — *Eunotia minima* Gutwinski; Petersen, 1932a; Hustedt, 1932, 1934; Жузе, 1939; Зауер, 1950б). На этом основании все перечисленные ниже пробы можно разделить на две группы: первая группа — пробы из сфагнового соснового леса, где *Eunotia tenella* является аборигеном и где, повидимому, она может быть встречена в живом состоянии; вторая группа — луговые пробы, в которых *Eunotia tenella* должна рассматриваться как элемент случайный, хотя и не исключено, что в некоторых случаях (например среди мертвых остатков трав и мхов) она могла найти здесь подходящие условия для кратковременной вегетации.

Сосновый лес: на зеленых мхах, pH 4.5 (проба 31); на сфагновых мхах, pH 4.05 (проба 35); в почве на глуб. 10 и 20 см, pH 4.0—4.5 (пробы 36, 38). Луг: в почве на глуб. 0—10 см, pH 5.46—7.0 (пробы 41, 43, 45, 47).

70. **Eunotia exigua** (Breb.) Rabh. Диатомовый анализ, 1950, 3, стр. 68, табл. 23, рис. 11, а—в.

Створки слабо вогнутые на брюшной стороне и значительно выпуклые на спинной, реже обе стороны почти параллельны. Концы на брюшной стороне равномерно закругленные, на спинной же сильно загнутые и большей частью слегка приостренные. Штриховка довольно тонкая (15—25 штрихов в 10 μ), в особенности у мелких экземпляров, которые кажутся часто вообще лишенными ее. Размеры створок: длина 9.5—61.4 μ, ширина 1.5—4.8 μ (отдельные экземпляры до 6.4 μ) (рис. 32).

Эта водоросль часто встречалась в живом состоянии при просмотре свежесобранного материала, а также развивалась в некоторых водных культурах. Мертвые ее створки нередко были представлены в препаратах в массовом количестве, что вряд ли можно объяснить лишь случайным заносом створок, а приходится принять за косвенное доказательство вегетации ее в данном местообитании.

Eunotia exigua, в особенности, если учесть также ее многочисленные синонимы, является широко распространенной в дерновинах мхов, преимущественно сфагнофильной, водорослью. В качестве обитателя почв она известна гораздо менее, хотя в настоящей работе указывается для почв не впервые. Так, Петерсен, в работах которого она фигурирует также под названиями *Eunotia paludosa* Grun. и *Eunotia exigua* Breb. var. *lunata* A. Mayer,[1] обнаружил ее в некоторых почвах Исландии (Petersen, 1928a,

---

[1] Самостоятельность var. *lunata*, выделенного, повидимому, по признаку полулунной формы створки, едва ли подлежит сохранению, так как, соблюдая последовательность, тогда пришлось бы из крайне морфологически изменчивого вида *Eunotia exigua* выделить бесчисленное количество разновидностей, связанных неуловимыми переходами и почти не отличающихся друг от друга.

Густедт в своей монографии (Hustedt, 1932) включает эту разновидность в число синонимов *Eunotia arcus* var. *uncinata* Grun., с чем, однако, тоже едва ли можно согласиться. Если сравнить рисунок *Eunotia exigua* var. *lunata* A. Mayer, помещенный в ра-

1928b, 1932a). Затем Лундом (Lund, 1946) была найдена *Eunotia exigua* f. *linearis* Krasske в одном почвенном образце из Англии. Кроме этих других данных о нахождении *Eunotia exigua* в почвах в настоящее время не имеется.

Отдельные экземпляры этой водоросли, встреченные в перечисленных ниже пробах, несколько отличались от диагнозов В. С. Шешуковой (Диатомовый анализ, 1950) и Густедта (Hustedt, 1932, стр. 285) по ширине створок, причем отклонение от указанных в диагнозах величин в некоторых случаях было весьма значительным. Створки, имевшие в ширину около 4.5 μ (см. рис. 32), встречались довольно часто. В двух пробах, однако, были еще более широкие экземпляры: в пробе из гумусового горизонта елового леса одна створка имела ширину 5.4 μ, а из дерновины *Sphagnum centrale* — даже 6.4 μ. Обе эти створки были также более крупными и по длине, которая составляла, соответственно, 54.9 μ и 61.4 μ. Такие размеры могли бы быть скорее свойственны близкой, но всегда более крупной и грубой *Eunotia arcus* Ehr., но в отличие от этой последней встреченные створки имели равномерно закругленные концы (у *Eunotia arcus* концы косоусеченные), сильно выпуклую по сравнению с брюшной спинную сторону (у *Eunotia arcus* стороны почти параллельны) и относительно тонкую штриховку — 18 штрихов в 10 μ (у *Eunotia arcus* 12—14 штрихов в 10 μ). Таким образом, очевидно, здесь перед нами все-таки два экземпляра *Eunotia exigua*, но в силу каких-то причин достигших исключительно крупных размеров.

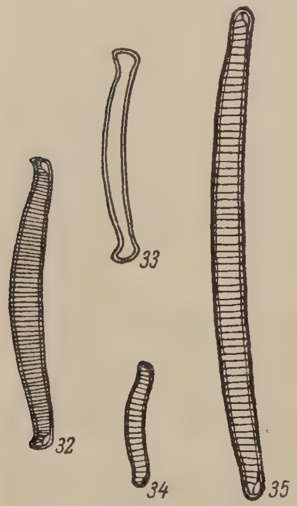


Рис. 32—35. *32* — *Eunotia exigua* (Breb.) Rabh. (увел. 1000); *33* — *Eunotia exigua* (Breb.) Rabh. var. *compacta* Hust. (увел. 1000); *34* — *Eunotia fallax* A. Cleve (увел. 1000); *35* — *Eunotia valida* Hust. (увел. 1000).

Еловый лес: на зеленых мхах, pH 5.0 (пробы 7, 8, 10, 11); на сфагновых мхах, pH 4.0—5.0 (пробы 12, 13, 15); в почве на глуб. 0—18 см, pH 3.5—5.0 (пробы 16, 17, 18, 19). Сосновый лес: на зеленых мхах, pH 4.5 (проба 31); на сфагновых мхах, pH 4.05—5.04 (пробы 33, 34, 35); в почве на глуб. 10—24 см, pH 4.0—5.22 (пробы 36, 37, 38, 39). Луг: в почве на глуб. 10 см, pH 5.46 (проба 47).

71. **Eunotia exigua** (Breb.) Rabh. var. **compacta** Hust. Диатомовый анализ, 1950, 3, стр. 68, табл. 23, рис. 13 а, б.

Отличается от вида хорошо выраженными головчатыми концами. Штриховка чрезвычайно нежная, так что створки кажутся гиалиновыми. Размеры створок: длина 28—45 μ, ширина 3—3.6 μ (рис. 33).

В культурах эта водоросль не развивалась, но была найдена в живом состоянии в выжимке из свежего *Sphagnum centrale*.

боте Петерсена (Petersen, 1932a, фиг. 2), с изображением *Eunotia arcus* var. *uncinata* в монографии Густедта (Hustedt, 1932, фиг. 748, е), то сразу же бросается в глаза их явное несоответствие друг другу. С другой стороны, если сопоставить тот же рисунок Петерсена с фиг. 751, q монографии Густедта (Hustedt, 1932), относящейся к *Eunotia exigua*, то, наоборот, полная тождественность их не вызовет никаких сомнений. Тождество выражается как в степени изгиба створки и форме ее концов, направленных своими приостренными вершинами под некоторым углом к вальварной плоскости, так и в частоте штриховки (кстати, совершенно не соответствующей таковой у *Eunotia arcus*).

Встреченные экземпляры имели заметно вогнутую брюшную сторону створок, что несколько расходится с диагнозом Густедта (Hustedt, 1932, стр. 286), где брюшная сторона характеризуется как почти прямая.

Еловый лес: на сфагновых мхах, pH 4.0—4.5 (пробы 14, 15).

72. **Eunotia fallax** A. Cleve. Диатомовый анализ, 1950, 3, стр. 68, табл. 23, рис. 18.

Створки слабо изогнутые, слегка суживающиеся к концам, с почти параллельными краями. Концы слегка загнуты на спинную сторону, с брюшной стороны всегда равномерно закругленные, на спинной же, загнутой, стороне иногда приострены. Штрихи сравнительно тонкие, но редко расставлены (11—15 в 10 μ), что служит хорошим отличительным признаком от близких видов. Размеры створок: длина 16.5—34.8 μ, ширина 2.7—4 μ (рис. 34).

Эта водоросль нередко встречалась в свежесобранном материале в живом состоянии, развивалась и в почвенных культурах, но ни разу не была обнаружена в культурах на минеральном питательном растворе или на агаре. Как следует из приводимого перечня проб, она обитала исключительно в почвах, для которых по существу она указывается здесь впервые. Не очень часто встречающаяся, эта водоросль до настоящего времени была известна главным образом как обычный спутник широко распространенной *Eunotia exigua* (Bréb.) Rabenh., от которой, однако, ее можно всегда хорошо отличить по редкой штриховке.

Еловый лес: в почве на глуб. 4—18 см, pH 3.5—4.46 (пробы 17, 18, 19). Луг: в почве на глуб. 0.5—10 см, pH 5.46—5.5 (пробы 44, 47).

73. **Eunotia valida** Hust. Диатомовый анализ, 1950, 3, стр. 69, табл. 23, рис. 20, а, б.

Створки слабо изогнутые, на спинной стороне немного более выпуклые, чем на брюшной, слегка суживающиеся к концам, с очень толстой, бросающейся в глаза своей толщиной, оболочкой. Концы равномерно закругленные, с хорошо выраженными крупными узлами. Штриховка не очень грубая, равномерная, но редкая. Штрихов 10—11 в 10 μ. Размеры створок: длина 52.2—65.5 μ, ширина 4.1—6.8 μ (рис. 35).

Встречена только в мертвом состоянии в одной пробе.

Биология этой водоросли, описанной сравнительно недавно (Hustedt, 1930, стр. 178, фиг. 229), в настоящее время еще совершенно не ясна. По данным Густедта, она встречается на орошаемых скалах, но является очень редкой. Найдена в подах на солодях в Харьковской области (Прошкина-Лавренко, 1942).

Еловый лес: в почве на глуб. 18 см, pH 4.46 (проба 19).

74. **Eunotia septentrionalis** Östrup. Диатомовый анализ, 1950, 3, стр. 69, табл. 24, рис. 3, а—в.

Створки слабо изогнутые, с почти параллельными краями посередине, на концах внезапно суживающиеся, иногда с образованием слабых перетяжек на спинной стороне. Концы неравномерно округлые, нередко слегка усеченные. Штрихи сравнительно тонкие, хотя и не очень частые (15—16 в 10 μ). Размеры створок: длина 18—27 μ, ширина 5.5—6 μ (рис. 36).

Встречена только в мертвом состоянии. Указываемое местообитание едва ли можно считать для нее характерным. Нахождение ее створок здесь связано, повидимому, с условиями более сильного увлажнения,

может быть, даже с мелкими водоемами, существовавшими ранее на месте расположенных здесь в настоящее время огородных участков.

Огород: на поверхности почвы, pH 6.5 (проба 55).

75. **Eunotia pectinalis** (Kütz.) Rabh. var. **minor** (Kütz.) Rabh. Диатомовый анализ, 1950, 3, стр. 71, табл. 24, рис. 15, а.

Створки очень слабо изогнутые, заметно суживающиеся к концам. Спинная сторона их несколько более дугообразна, чем брюшная. Концы равномерно закругленные, иногда кажутся слегка усеченными. Штрихов 12—14 в 10 μ. Размеры створок: длина 20.8—51.5 μ, ширина 3.2—4.1 μ (рис. 37).

В культурах эта водоросль не развивалась. Встречены только мертвые створки.

Сосновый лес: в почве на глуб. 20 см, pH 4.24 (проба 38). Огород: на поверхности почвы, pH 6.5 (проба 55).

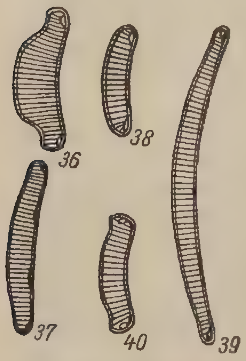


Рис. 36—40. *36 — Eunotia septentrionalis* Östrup (увел. 1000); *37 — Eunotia pectinalis* (Kütz.) Rabh. var. *minor* (Kütz.) Rabh. (увел. 1000); *38 — Eunotia faba* (Ehr.) Grun. (увел. 1000); *39 — Eunotia lunaris* (Ehr.) Grun. (увел. 1000); *40 — Eunotia* sp. (увел. 1000).

76. **Eunotia faba** (Ehr.) Grun. Диатомовый анализ, 1950, 3, стр. 72, табл. 24, рис. 19, а—в. — *Eunotia pectinalis* var. *minor* f. *intermedia* Krasske, Hustedt, 1932, Kieselalgen in Rabenh. Krypt.-Flora, VII, Teil 2, Lief. 2, S. 298, Fig. 763.

Створка равномерно изогнутая, почти не суживающаяся к концам, имеющая бобовидную форму. Концы тупые. Штрихов 15 в 10 μ. Размеры створки: длина 15.4 μ, ширина 3.4 μ (рис. 38).

Один мертвый экземпляр встречен в луговой почве, которая, повидимому, не является для этой водоросли характерным местообитанием.

Эта водоросль отличается по размерам в меньшую сторону от данных диагноза В. С. Шешуковой (Диатомовый анализ, 1950), но соответствует размерам, указываемым Густедтом (Hustedt, 1932) для *Eunotia pectinalis* (Dillw.? Kütz.) Rabh. var. *minor* (Kütz.) Rabh. f. *intermedia* Krasske, которую В. С. Шешукова вполне обоснованно отождествляет с *Eunotia faba*.

Луг: в почве на глуб. 10 см, pH 5.46 (проба 47).

77. **Eunotia lunaris** (Ehr.) Grun. Диатомовый анализ, 1950, 3, стр. 73, табл. 25, рис. 2, а, б.

Створки, в особенности у крупных экземпляров, довольно сильно изогнутые, обычно с невполне параллельными сторонами, равномерно закругленные на концах. Штрихов 15—18 в 10 μ. Размеры створок: длина 33—64.2 μ, ширина 2.7—3.4 μ (рис. 39).

Водоросль встречалась только в виде мертвых створок.

Без сомнения, *Eunotia lunaris* не является почвенной или тем более аэрофильной водорослью в полном смысле этого слова. Она постоянно упоминается авторами, исследовавшими альгофлору болот (в особенности верховых). Встреченная также во влажных мхах (Beger, 1927, 1928), она, однако, никогда не была представлена здесь в большом количестве. Бегер (Beger, 1927) относит ее к мезофильному типу, имея в виду, очевидно, ее требовательность к присутствию в субстрате достаточного количества воды.

Вид интересен в том отношении, что на нем была впервые открыта способность к движению у представителей рода *Eunotia* (Зауер, 1950а), которые долгое время до этого считались формами неподвижными, а шов их рассматривался лишь как орган, осуществляющий обмен веществ.

Еловый лес: в почве на глуб. 18 см, pH 4.46 (проба 19). Сосновый лес: на сфагновых мхах, pH 4.05 (проба 35); в почве на глуб. 10 и 20—24 см, pH 4.0—5.22 (пробы 36, 38, 39). Луг: в почве на глуб. 0.5 см, pH 5.54 (проба 45).

78. **Eunotia** sp.

Створка слабо изогнутая, с почти параллельными краями. Спинная сторона едва заметно спадающая у концов. Концы слегка приподнятые, ширина створки на концах такая же, как на середине. Штрихи довольно тонкие, частота штриховки — 16 штрихов в 10 μ. Размеры створки: длина 14.4 μ, ширина 3.6 μ (рис. 40).

Встречена только одна мертвая створка в подстилке елового леса.

Эта водоросль по общему облику имеет некоторое сходство с *Eunotia exigua* (Bréb.) Grun. f. *linearis* Krasske, изображенной у Лунда (Lund, 1946, фиг. 2, A, B), но отличается от нее более редкой штриховкой. Однако сравнение с оригинальным рисунком автора (Krasske, 1932, табл. II, фиг. 5, d) показало, что и по общему очертанию створки ее ни в коем случае нельзя отождествлять с упомянутой формой. *Eunotia exigua* f. *linearis*, изображенная Красске (Krasske, 1932), имеет створку, сильно перетянутую у концов, концы же у нее явно загнуты на спинную сторону. На рисунках Лунда (Lund, 1946) эти признаки, между прочим, выражены в гораздо меньшей степени.

Отсутствие ясно загнутых концов у встреченной формы, а также относительно редкая штриховка при малых размерах створки едва ли позволяют вообще относить ее к *Eunotia exigua*. Поскольку ни к одному из других представителей рода *Eunotia* ее тоже нельзя отнести, эта водоросль, повидимому, является новым видом или разновидностью. Но так как описание такой новой формы на основании лишь единственного экземпляра нельзя считать достаточно обоснованным, то кажется наиболее правильным отложить это до накопления более обильного материала.

Еловый лес: в почве на глуб. 0—3 см, pH 5.0 (проба 16).

79. **Cocconeis placentula** Ehr. var. **euglypta** (Ehr.) Cleve. Диатомовый анализ, 1950, 3, стр. 85, табл. 30, рис. 9.

В препарате было встречено всего лишь несколько створок без шва.

Створки в очертании правильно эллиптические. Штрихи тонко пунктированные, параллельные посредине, изогнуто-радиальные у концов, на всем протяжении створки пересечены продольными волнистыми гиалиновыми линиями. Ложный шов очень узкий, слегка расширяющийся к середине. Размеры створок: длина 17—24 μ, ширина 12.6—15 μ. Штрихов 17—20 в 10 μ.

В живом состоянии не наблюдалась ни в свежем материале, ни в культурах.

Водоросль, несомненно, гидрофильная. Присутствие ее в огородной почве можно объяснить лишь тем, что обследованные огороды расположены на территории, представлявшей ранее пойму р. Невы. О том, что найденные створки лежат в почве уже давно и не принадлежат ныне живущим индивидуумам, свидетельствует их стертая, сильно поврежденная структура.

Огород: на поверхности почвы, pH 6.5 (проба 55).

80. **Achnanthes** sp.

Створки эллиптические, со слегка приостренными концами. Осевое поле узкое, центральное — маленькое, круглое. Шов слегка S-образно изогнут. Штрихи на середине створки параллельные, у концов — радиальные. Частота штриховки на обеих створках: 14—15 штрихов в 10 μ. Размеры створок: длина 6.1—11.2 μ, ширина 3.2—5.1 μ (рис. 41).

Единичные мертвые экземпляры обнаружены в двух пробах.

Из известных в настоящее время представителей рода *Achnanthes* эта форма, повидимому, наиболее близка к *Achnanthes conspicua* A. Mayer (см.: Диатомовый анализ, 1950, 3, стр. 101, табл. 36, рис. 11, а—г; Hustedt, 1933, стр. 387, фиг. 833, a—d), от которого отличается приостренными концами створки, изогнутостью шва и отсутствием разницы в частоте штриховки на верхней и нижней створках.

Сосновый лес: на зеленых мхах, pH 4.5 (проба 30). Луг: в почве на глуб. 0—0.5 см, pH 6.36 (проба 43).

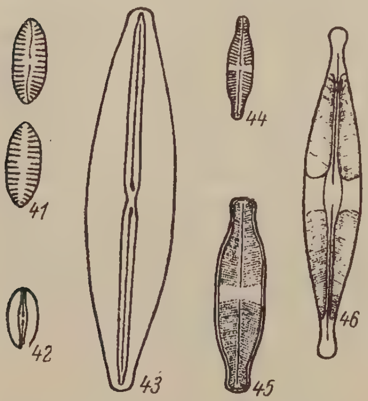


Рис. 41—46. *41 — Achnanthes* sp. (увел. 1000); *42 — Diploneis minuta* Boye Petersen? (увел. 1000); *43 — Frustulia rhomboides* (Ehr.) de Toni var. *saxonica* (Rabh.) de Toni (увел. 1000); *44 — Stauroneis thermicola* (Boye P.) Lund n. com. (увел. 1000); *45 — Stauroneis Borrichii* (Boye P.) Lund var. *subcapitata* Boye P. (увел. 1000); *46 — Stauroneis* sp. (увел. 1000).

81. **Diploneis minuta** Boye Petersen? Petersen, 1928a, The Aerial Algae of Iceland, p. 381, fig. 6.

Створки эллиптические, с широко закругленными концами. Шов с обеих сторон окаймлен двумя продольными ребрами. Никакие иные структуры на створке не различимы. Размеры створок: длина 8—8.5 μ, ширина 4 μ (рис. 42).

Встреченная только в виде мертвых экземпляров, эта водоросль обнаруживает большое сходство с некоторыми мелкими представителями рода *Navicula*, например *Navicula atomus* (Naeg.) Grun., *N. pelliculosa* (Breb.) Hilse, *N. muralis* Grun. Однако наличие упомянутых ребер, окаймляющих шов и образующих заметное расширение у центрального узелка, существенно отличает ее от перечисленных видов *Navicula*. Лишь несхождение с диагнозом автора в отношении длины створки (по диагнозу длина равна 13 μ) и невозможность точного установления ее структуры заставляют пока воздержаться от безоговорочного отождествления встреченной водоросли с *Diploneis minuta*.

Огород: на поверхности почвы, pH 6.5 (проба 55).

82. **Frustulia rhomboides** (Ehr.) de Toni var. **saxonica** (Rabh.) de Toni. Диатомовый анализ, 1950, 3, стр. 145, табл. 66, рис. 19.

Створки ланцетные, с едва заметно оттянутыми концами. Прямой шов обрамлен двумя резко выделяющимися параллельными ребрами, лишь в промежутке между центральными порами слегка сближенными, как бы стянутыми. Штрихи чрезвычайно нежные и частые, не поддававшиеся подсчету при применении имевшихся в распоряжении оптических средств. Пространство между упомянутыми ребрами и краями створки кажется поэтому гиалиновым, хотя при более внимательном рассмотрении на некоторых створках можно заметить легкую сероватую вуалирован-

ность. Размеры створок: длина 38.2—54.2 μ, ширина 10.8—13.5 μ (рис. 43).

Эта водоросль, встреченная в шести моховых пробах в виде мертвых створок, обнаружила, однако, довольно интенсивное развитие в водной культуре одной из проб, где вместе с *Pinnularia interrupta* f. *minor*, *Nitzschia pa ea*, *Cymbella gracilis*, *Chlorochytrium paradoxum* и хламидомонадами входила в состав плотного темнозеленого налета, полосой около 1 мм ширины опоясывавшего культуральную колбу по боковой стенке на уровне питательного раствора. Из перечисленных водорослей она уступала количественно только хламидомонадам, составлявшим основную массу налета.

Еловый лес: на зеленых мхах, pH 5.0 (пробы 7, 8); на сфагновых мхах, pH 4.0—50. (пробы 13, 14); в почве на глуб. 0—3 см, pH 5.0 (проба 16). Сосновый лес: на зеленых мхах, pH 4.5 (проба 31); на сфагновых мхах, pH 4.05 (проба 35); в почве на глуб. 10 см, pH 4.0—4.5 (проба 36).

83. **Anomoeoneis serians** (Breb.) Cl. Диатомовый анализ, 1950, 3, стр. 148, табл. 50, рис. 1.

Створка ланцетная. Осевое поле у концов створки узкое, к середине створки постепенно расширяющееся. Центральное поле маленькое, овальное, своей вытянутой частью расположенное вдоль поперечной оси створки. Штриховка довольно частая (20 штрихов в 10 μ), пересекается по всей длине створки продольными извилистыми гиалиновыми линиями (в числе 4—5 с каждой стороны шва). Размеры створки: длина 70 μ, ширина 14 μ.

Встречен один мертвый экземпляр.

Еловый лес: на зеленых мхах, pH 5.0 (проба 8).

84. **Stauroneis anceps** Ehr. Диатомовый анализ, 1950, 3, стр. 151, табл. 53, рис. 21.

Створки удлиненно-эллиптические, с сильно оттянутыми, но не головчатыми концами. Осевое поле узкое. Ставрос доходит до краев створки. Радиальных штрихов около 25 в 10 μ. Размеры створки: длина 25.2—30 μ, ширина 7—9 μ.

Встреченная всего лишь в одной почвенной пробе, эта водоросль помимо значительного количества мертвых створок была также представлена живыми экземплярами в зеленовато-желтом налете на боковой стенке культуральной колбы, немного выше уровня питательного раствора.

Вневодный образ жизни этой, по существу, гидрофильной водоросли уже неоднократно отмечался ранее (Petersen, 1928a, 1928b, 1935; Beger, 1928; Мейер, 1937a; Lund, 1946), однако на культивируемых землях она до настоящего времени не была найдена ни разу.

Овсяное поле: на поверхности почвы, pH 6.5 (проба 54).

85. **Stauroneis anceps** Ehr. f. **linearis** (Ehr.) Cleve. Диатомовый анализ, 1950, 3, стр. 151, табл. 50, рис. 12.

Створки линейные, с параллельными краями и перешнурованными головчатыми концами. По остальным признакам совпадает с видом. Штрихов 24—25 в 10 μ. Размеры створок: длина 25.5 μ, ширина 7.2 μ.

Единичные мертвые экземпляры встречены вместе с видом.

Овсяное поле: на поверхности почвы, pH 6.5 (проба 54).

86. **Stauroneis thermicola** (Boye P.) Lund, 1946, New Phytol., 45, p. 61, fig. 3, K—AA.

Створки продолговатые, с сильно оттянутыми тупыми концами. Осевое поле узкое, переходящее без расширения в сравнительно узкий,

доходящий до краев створки ставрос. Ясно радиальных штрихов 25 в 10 μ. Размеры створок: длина 13 μ, ширина 3 μ (рис. 44).

Живые, двигающиеся, клетки этой водоросли в небольшом количестве попадались в водной культуре, поставленной на материале огородной почвы.

Этот вид, описанный под названием *Navicula thermicola* Петерсеном (Petersen, 1928a, стр. 394, фиг. 20), в настоящее время вместе с совершенно тождественной *Navicula contempta* Krasske (Krasske, 1929, стр. 354, фиг. 17) включен Лундом (Lund, 1946) в число представителей рода *Stauroneis*. Судя по имеющимся данным, *Stauroneis thermicola* является типичным почвенным видом.

Огород: на поверхности почвы, pH 6.5 (проба 55).

87. **Stauroneis Borrichii** (Boye P.) Lund, 1946, New Phytol., 45, p. 63, fig. 3, C—H. — *Navicula Borrichii*. Boye Petersen, 1915, Danske Vidensk. Selsk. Skrift., 7 Raekke, Afd. XII, 7, p. 17 (285), fig. 1, 2.

Створки продолговатые, с заметной перетяжкой по середине, со слегка оттянутыми, широко закругленными (иногда усеченными) концами. Осевое поле узкое, без расширения, упирающееся в доходящий до краев створки, сравнительно широкий ставрос. Штрихи тонко пунктированные, на протяжении всей створки радиальные, частота их около 25 в 10 μ. Размеры створок: длина 10.5—19 μ, ширина 2.8—4 μ.

Встреченная только на культивируемых почвах, эта водоросль не была наблюдаема в живом состоянии. Тем не менее, судя по литературным данным (Petersen, 1915, 1935; Lund, 1946), она, повидимому, является характерным обитателем почв, при этом главным образом почв обрабатываемых.

Овсяное поле: на поверхности почвы, pH 6.5 (проба 54). Огород: на поверхности почвы, pH 6.5 (проба 55).

88. **Stauroneis Borrichii** (Boye P.) Lund var. **subcapitata** Boye P. Lund, 1946, New Phytol., 45, p. 64, fig. 3, A, B. — *Navicula Borrichii* var. *subcapitata*. Boye Petersen, 1915, Danske Vidensk. Selsk. Skrift., 7 Raekke, Afd, XII, 7, p. 17 (285), fig. 3.

Отличается от вида более крупными размерами (длина 19.1—24.2 μ, ширина 5.4—6.4 μ), большей частью усеченными, всегда сильно оттянутыми (но тем не менее довольно широкими) концами и более редкой штриховкой (20—24 штрихов в 10 μ) (рис. 45).

Встречен, так же как и вид, только в мертвом состоянии.

Еловый лес: на зеленых мхах, pH 5.0 (проба 8); на сфагновых мхах, pH 4.0 (проба 14).

89. **Stauroneis aerophila** Boye P. Petersen, 1915, Danske Vidensk. Selsk. Skrift., 7 Raekke, Afd. XII, 7, p. 21 (289), fig. 10.

Створки эллиптические. Осевое поле узкое, ясно очерченное. Ставрос узкий, прямоугольный, не доходящий до краев створки. Штриховка чрезвычайно тонкая. Отдельные штрихи не различимы, поверхность створки между краем и осевым полем кажется слегка завуалированной, а иногда даже гиалиновой. Размеры створок: длина 9—12 μ, ширина 3—4 μ.

В материале постоянно встречались только мертвые створки этой водоросли (кстати сказать, в живом состоянии она, очевидно, легко может быть просмотрена вследствие своей ничтожной величины и отсутствия заметной структуры). Однако в одном случае ее створки были обнаружены в значительном количестве на поверхности агара в условиях культуры, на основании чего можно предположить, что жизнеспособные

экземпляры этой водоросли присутствовали по крайней мере в одной из указанных ниже проб (в огородной почве).

Овсяное поле: на поверхности почвы, pH 6.5 (проба 54). Огород: на поверхности почвы, pH 6.5 (проба 55).

90. **Stauroneis** sp.

Створка ланцетная, с сильно оттянутыми, ясно головчатыми концами. Ставрос очень широкий. Осевое поле очень узкое. Шов прямой, нитевидный, окаймленный двумя параллельно идущими, лишь у центрального узла отклоняющимися в стороны утолщениями створки. Центральные и конечные поры едва заметны. Штриховка сильно радиальная, чрезвычайно нежная, далеко не доходящая до концов створки (концы створки гиалиновые). Штрихи, повидимому, тонко пунктированные. Частоту штрихов установить не удалось. Размеры створки: длина 43.7 μ, ширина 7.5 μ (рис. 46).

Один мертвый экземпляр не дает возможности решить, имеем ли мы здесь дело с новым видом или лишь с патологической формой какого-либо из известных видов, например, *Stauroneis anceps* Ehr. f. *gracilis* (Ehr.) Cleve. С другой стороны, наличие продольных утолщений, параллельных шву, делает его похожим на *Stauroneis Schroederi* Hust. — единственного из представителей рода *Stauroneis*, имеющего подобные образования (см. Hustedt, 1930, фиг. 410). Не исключена возможность также, что створка встреченного экземпляра является сильно разрушенной, о чем говорят бросающаяся в глаза тонкость и неясность ее структуры.

Сосновый лес: в почве на глуб. 20 см, pH 4.24 (проба 38).

91. **Navicula mutica** Kütz. Диатомовый анализ, 1950, 3, стр. 160, табл. 54, рис. 9; Lund, 1946, New Phytol., 45, I, p. 71, fig. 6, A—H.

Створки ланцетные или коротко ланцетные, в некоторых случаях более или менее резко расширяющиеся к середине, ромбовидные, с тупыми концами. Осевое поле очень узкое, центральное — ставросовидное, доходящее до краев створки. Шов нитевидный, концы его заметно загнуты в одну сторону. Штрихи радиальные, ясно равномерно пунктированные. Частота штриховки: 20—24 штрихов в 10 μ. На центральном поле с одной стороны имеется отчетливая изолированная точка. Размеры створки: длина 15.4—16.4 μ, ширина 5.4—6.4 μ (рис. 47).

Встречена только в виде мертвых экземпляров в двух пробах.

Большое количество разновидностей и форм, которые выделены различными авторами для *Navicula mutica*, может служить хорошим примером того, какой степени может достигать изменчивость некоторых водорослей. Этим, повидимому, объясняется то обстоятельство, что во многих работах разновидности и формы рассматриваются вместе с видом, не фигурируя в списках как самостоятельные номенклатурные единицы и не имея отдельных критических примечаний.

Решить точно, к какой разновидности относятся экземпляры, встреченные в указанных ниже пробах, было тоже весьма затруднительно. Наибольшее сходство, однако, они имели с f. *Cohnii* в понимании Клеве (Cleve, 1894, стр. 129) и Ван-Херка (Van-Heurck, 1880—1881, табл. X, фиг. 17). С указанным рисунком последнего автора встреченные экземпляры были вполне тождественны. *Navicula mutica* var. *Cohnii*, в представлении Густедта (Hustedt, 1930, стр. 275, фиг. 453, b), сильно отличается от встреченных экземпляров прежде всего широко эллиптической формой и большей шириной створки, а также более грубой штриховкой (15—20 штрихов в 10 μ по диагнозу для *Navicula mutica* typ.). Вообще по ширине створки

и частоте штриховки встреченная водоросль соответствовала только данным диагноза Лунда (Lund, 1946, стр. 71), имевшего дело с более мелкими и структурно более тонкими почвенными экземплярами (длина 6—30 μ, ширина 4—8 μ, штрихов 18—24—27 в 10 μ).

Еловый лес: на сфагновых мхах, pH 4.5 (проба 15). Сосновый лес: в почве на глуб. 24 см, pH 5.22 (проба 39).

92. **Navicula contenta** Grun. Диатомовый анализ, 1950, 3, стр. 162, табл. 53, рис. 16.

Створки линейные, с небольшим вздутием против центрального поля и слегка головчатые на концах. Осевое поле узкое, центральное — маленькое, круглое. Шов прямой, нитевидный. Конечные узелки расположены на некотором расстоянии от концов. Штриховка чрезвычайно тонкая, в некоторых случаях едва различимая, на всем протяжении створки параллельная. Частота штриховки: около 30 штрихов в 10 μ. Размеры створок: длина 11.5 μ, ширина 3.5 μ.

Единичные экземпляры этой водоросли встречены только в мертвом состоянии.

Огород: на поверхности почвы, pH 6.5 (проба 55).

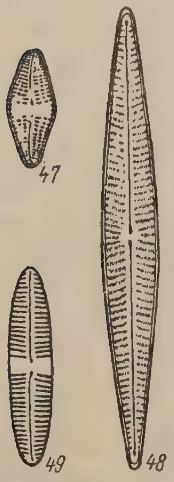


Рис. 47—49. *47 — Navicula mutica* Kütz. (увел. 1000); *48 — Navicula* sp. (увел. 1000); *49 — Pinnularia molaris* Grun. (увел. 1000).

93. **Navicula contenta** Grun. f. **parallela** Boye P. Petersen, 1928b, Dansk. Bot. Arkiv. 5, 9, p. 15, fig. 2.

Отличается от типичной формы параллельными сторонами створки и равномерно закругленными, неголовчатыми, концами. Размеры створок: длина 12.2—19.4 μ, ширина 3—3.7 μ.

Единичные мертвые экземпляры встречены в одной пробе.

Луг: в почве на глуб. 10 см, pH 5.15 (проба 48).

94. **Navicula contenta** Grun. var. **biceps** Arnott. Диатомовый анализ, 1950, 3, стр. 162, табл. 53, рис. 17.

Отличается от вида отсутствием расширения, и даже наоборот, наличием значительного сужения створки в ее средней части, отчего концы кажутся более головчатыми, а по общему очертанию створка принимает бисквитообразную форму. Размеры встреченных экземпляров: длина около 12.2 μ, ширина около 2.5 μ.

Единичные мертвые экземпляры обнаружены вместе с видом.

Огород: на поверхности почвы, pH 6.5 (проба 55).

95. **Navicula menisculus** Schum. Диатомовый анализ, 1950, 3, стр. 182, табл. 59, рис. 11.

Створка удлиненно-эллиптическая, сильно, но равномерно суживающаяся к концам. Концы коротко и тонко оттянутые, слегка притупленные. Осевое поле узкое, центральное — очень маленькое, эллиптическое. Штриховка сравнительно грубая (12 штрихов в 10 μ), по середине радиальная, у концов параллельная. Размеры створки: длина 30.7 μ, ширина 10.2 μ.

Встречена в одной пробе одна мертвая створка.

Еловый лес: в почве с глубины 8 см, pH 3.92 (проба 18).

96. **Navicula** sp.

Створки удлиненно-ланцетные, с притупленными концами. Осевое поле узкое, внезапно переходящее в маленькое округлое центральное

поле. Шов прямой, центральные поры сближены. Штрихи тонко линированные, на всем протяжении створки радиальные. Частота штриховки: 10—12 штрихов в 10 μ. Размеры створок: длина 61—70 μ, ширина 7.2—8.2 μ (рис. 48).

Мертвые экземпляры встречены в трех пробах из мхов елового леса.

Эта водоросль, с одной стороны, близка к *Navicula lanceolata* (Ag.) Kütz., с которой, однако, не может быть отождествлена ввиду несоответствия размеров и отсутствия более редко расставленных штрихов на середине створки; с другой стороны, она очень напоминает *Navicula radiosa* Kütz., в частности ее var. *tenella* (Breb.) Grun., но отличается от нее отсутствием конвергенции штрихов на концах створки.

Еловый лес: на зеленых мхах, pH 5.0 (проба 7); на сфагновых мхах, pH 4.0—4.5 (пробы 14, 15).

97. **Pinnularia molaris** Grun. Диатомовый анализ, 1950, 3, стр. 212, табл. 67, рис. 8; Lund, 1946, New Phytol., 45, I, p. 90, fig. 11, H, J, L—O.

Створки удлиненно-эллиптические или ланцетные. Осевое поле узкое, резко переходящее в прямоугольное, доходящее до краев створки центральное поле. Штрихи у центрального поля почти параллельные (едва заметно радиальные), на концах слабо конвергирующие, на всем протяжении створки одинаковой длины. Частота штриховки: 15—16 штрихов в 10 μ. Размеры створок: длина 26—27 μ, ширина 5.5—6 μ (рис. 49).

Встречено лишь несколько мертвых створок в двух почвенных пробах.

Луг: почва на глуб. 0.5 см, pH 5.5 (проба 44). Огород: на поверхности почвы, pH 6.5 (проба 55).

98. **Pinnularia subcapitata** Greg. Диатомовый анализ, 1950, 3, стр. 213, табл. 67, рис. 14; Lund, 1946, New Phytol., 45, I, p. 90, fig. 10, T—V.

Створки линейные, со слегка оттянутыми, широко закругленными концами. Штриховка радиальная на середине, конвергирующая у концов, прерывающаяся близ центрального узелка. Этим обусловлено наличие большого центрального поля, доходящего до краев створки. Один или два штриха, расположенные с каждой стороны у центрального поля, короче всех остальных. Частота штриховки: 11—14 штрихов в 10 μ. Размеры створок: длина 20.8—47.4 μ, ширина 4.1—6.1 μ (рис. 50).

В культурах эта водоросль не развивалась, однако живые клетки ее были неоднократно находимы в свежесобранном материале некоторых проб. Наиболее обильно она встречалась на поверхности почв.

Еловый лес: на зеленых мхах, pH 5.0 (пробы 7, 8). Сосновый лес: на зеленых мхах, pH 4.5—5.0 (пробы 26, 31); в почве на глуб. 20 см, pH 4.24 (проба 38). Луг: в почве на глуб. 0—10 см, pH 5.15—7.0 (пробы, 41, 42, 43, 44, 45, 46, 47, 48). Овсяное поле: на поверхности почвы, pH 6.5 (проба 54). Огород: на поверхности почвы, pH 6.5 (проба 55).

99. **Pinnularia subcapitata** Greg. var. **sublanceolata** Boye P. Petersen, 1928a, The Aerial Algae of Iceland, p. 409, fig. 30a.

Отличается от вида ланцетной формой створок и более плоско срезанными, хотя и столь же коротко, как у вида, оттянутыми концами. Частота штриховки колеблется примерно в тех же пределах, что и у вида: 10—15 штрихов в 10 μ. Размеры створок несколько меньше: длина 19.5—25 μ, ширина 4.5—5.4 μ (рис. 51).

Встречены только мертвые экземпляры в некоторых пробах вместе с типичной формой, а также в пробах из сходных местообитаний.

Распространение этой разновидности, описанной еще сравнительно недавно (Petersen, 1928a), не получило пока достаточного отражения в литературе. Мнение Лунда, считающего, что *Pinnularia subcapitata* var. *sublanceolata* тождественна *Pinnularia microstauron* (Lund, 1946, стр. 90), едва ли может быть принято. *Pinnularia subcapitata* var. *sublanceolata* отличается от типичной *Pinnularia microstauron* значительно меньшими размерами, а от мелких разновидностей *Pinnularia microstauron* — более редкой и притом менее грубой штриховкой.

Еловый лес: на зеленых мхах, pH 5.0 (проба 11); на сфагновых мхах, pH 4.5 (проба 15); в почве на глуб. 0—3 см, pH 5.0 (проба 16). Сосновый лес: на сфагновых мхах, pH 5.04 (проба 34). Овсяное поле: на поверхности почвы, pH 6.5 (проба 54). Огород: на поверхности почвы, pH 6.5 (проба 55).

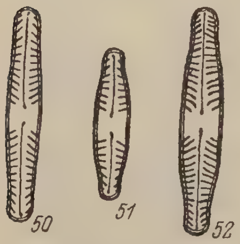


Рис. 50—52. *50* — *Pinnularia subcapitata* Greg. (увел. 1000); *51* — *Pinnularia subcapitata* Greg. var. *sublanceolata* Boye Petersen (увел. 1000); *52* — *Pinnularia interrupta* W. Sm. f. *minor* Boye Petersen (увел. 1000).

100. **Pinnularia interrupta** W. Sm. f. **minor** Boye P. Petersen, 1928a, The Aerial Algae of Iceland, p. 405, fig. 25.

Створки линейные или ланцетно-линейные, с ясно оттянутыми, иногда слегка головчатыми, широко закругленными концами. Осевое поле слегка расширяющееся к середине створки. Центральное поле широкое, доходящее до краев створки. Штрихи радиальные на середине и конвергирующие у концов. Частота штриховки: 11—15 штрихов в 10 μ. Размеры створок: длина 26.9—42 μ (в отдельных случаях до 48.8 и даже до 59 μ), ширина 4—6.1 μ (рис. 52).

Встреченная в четырех моховых (сфагновых) пробах, эта водоросль развивалась в водной культуре одной из них, о чем свидетельствуют створки, обнаруженные вместе с некоторыми другими водорослями в налете на боковой стенке культуральной колбы немного выше уровня питательного раствора.

Pinnularia interrupta f. *minor*, описанная сравнительно недавно Петерсеном (Petersen, 1928a), чрезвычайно сходна с *Pinnularia interrupta* f. *minutissima* Hust. Различие состоит лишь в том, что последняя имеет более отшнурованные концы и меньшей величины центральное поле. По длине, ширине и частоте штриховки они почти тождественны (*P. interrupta* f. *minor* Boye Petersen, 1928a — длина 22—30 μ, ширина 4.8—6 μ, штрихов 14 в 10 μ; *P. interrupta* f. *minutissima* Hustedt, 1930, стр. 317, фиг. 574 — длина 17—30 μ, ширина 5—6 μ, штрихов, учитывая масштаб рисунка, около 15 в 10 μ). Поэтому эти формы, повидимому, целесообразно объединить.

От очень сходной *Pinnularia subcapitata* и ее разновидностей [var. *Hilseana* (Janisch.) O. Müll. и var. *sulbanceolata* Boye Petersen] *Pinnularia interrupta* f. *minor* отличается более радиальной и более конвергирующей, а в отдельных случаях и более частой, штриховкой. Это вполне подтвердилось наблюдениями над экземплярами этой водоросли, встреченными в перечисленных ниже пробах.

Биология этой водоросли пока еще совершенно неясна. Петерсен (Petersen, 1928a) описал ее из почв Исландии, где неоднократно встречал ее даже близ горячих источников. Если считать ее идентичной *Pinnula-*

ria interrupta f. *minutissima* Hust., то данные Джемса (James, 1935) и Фрича и Джона (Fritsch a. John, 1942) являются еще двумя примерами нахождения ее в почвах. Эти авторы, однако, не дают никаких комментариев или критических замечаний по поводу встреченной ими водоросли. Джемс, правда, помещает рисунок этой формы (James, 1935, фиг. 12, A, B), но рисунок этот сделан весьма небрежно, и вселяет большие сомнения в отношении правильности определения изображенной водоросли.

Еловый лес: на сфагновых мхах, pH 4.0—4.5 (пробы 12, 15). Сосновый лес: на сфагновых мхах, pH 4.05—5.04 (пробы 34, 35); в почве на глуб. 10 см, pH 4.0—4.5 (проба 36).

101. **Pinnularia microstauron** (Ehr.) Cl. Диатомовый анализ, 1950, 3, стр. 215, табл. 68, рис. 2.

Створки широко линейные, со слабо, хотя всегда достаточно ясно оттянутыми, плоско закругленными концами. Осевое поле узкое, близ центральных пор сильно расширяющееся за счет постепенного укорочения серединных штрихов. Последние вообще отсутствуют против центрального узелка, благодаря чему центральное поле расширяется до краев створки. Штриховка довольно грубая, частота ее 10—12 штрихов в 10 μ. Размеры створок: длина 46.1—86.7 μ, ширина 9.5—14.1 μ.

Встречавшаяся только в мертвом состоянии (хотя иногда в довольно значительном количестве), эта водоросль почти во всех случаях была представлена очень крупными экземплярами, в особенности по ширине своей превосходившими размеры, указанные в диагнозах М. М. Забелиной (Диатомовый анализ, 1950) и Густедта (Hustedt, 1930, ширина 7—11 μ). Величина створок, которую приводит Лунд (Lund, 1946, стр. 92), не может быть принята здесь во внимание, поскольку его диагноз, как явствует из текста, является общим для типичной *Pinnularia microstauron* и для ее разновидностей — var. *biundulata* O. Müll. и var. *Brebissonii* (Kütz.) Hust., включая f. *diminuta* Grun. и f. *linearis* O. Müll. последней. Однако несмотря на отклонение от размеров другие признаки и характерный облик наблюдавшихся в препаратах экземпляров не позволяет отнести их к какому-либо другому виду, кроме как к *Pinnularia microstauron*.

Еловый лес: на сфагновых мхах, pH 4.5 (проба 15); в почве на глуб. 18 см, pH 4.46 (проба 19). Сосновый лес: в почве на глуб. 20—24 см, pH 4.24—5.22 (пробы 38, 39).

102. **Pinnularia microstauron** (Ehr.) Cleve var. **ambigua** Meister. Диатомовый анализ, 1950, 3, стр. 215.

Створки линейные, со слабо волнистыми сторонами, с оттянутыми, широко закругленными концами. Осевое поле узкое, лишь немного расширяющееся к середине створки. Центральное поле доходит до краев створки. Штрихи грубые, радиальные у центрального узла и конвергирующие у концов створки. Частота штриховки 10 штрихов в 10 μ. Размеры створок: длина 49.4 μ, ширина 6.8 μ (рис. 53).

Единичные мертвые экземпляры встречены в одной пробе вместе с видом.

Сосновый лес: в почве на глуб. 20 см, pH 4.24 (проба 38).

103. **Pinnularia microstauron** (Ehr.) Cleve var. **Brebissonii** (Kütz.) Hust. f. **diminuta** Grun. Диатомовый анализ, 1950, 3, стр. 215, табл. 68, рис. 4.

Створки линейные, большей частью с параллельными краями, внезапно суживающиеся на концах. Концы не оттянутые, тупые. Осевое

поле узкое, центральное — широкое, доходящее до краев створки. Штрихи, несмотря на их сравнительно большую частоту (15—17 штрихов в 10 μ), довольно грубые. Размеры створки: длина 24.9—32.4 μ, ширина 5.1—5.4 μ (рис. 54).

Водоросль встречена только в мертвом состоянии в четырех пробах.

Не вполне соответствуя по ширине и частоте штриховки данным диагнозов М. М. Забелиной (Диатомовый анализ, 1950) и Густедта (Hustedt, 1930, стр. 320), встреченные экземпляры вполне согласуются как в отношении ширины, так и в отношении частоты штриховки с описанием *Pinnularia microstauron* у Лунда (Lund, 1946, стр. 92). К сожалению, Лунд в своем примечании не дает отдельных характеристик для вида, разновидностей и форм, приводя для них общие цифровые показатели. Однако в примечании к другому виду (*Pinnularia molaris* Grun.) он отмечает, что почвенные экземпляры *Pinnularia microstauron* по сравнению с живущими в водных местообитаниях отличаются наличием более тесной штриховки (Lund, 1946, стр. 91; 13—20 штрихов в 10 μ). С другой стороны, Бристоль (Bristol, 1920a, стр. 66, фиг. 8, *10—12*, — *Navicula Brebissonii* Kütz. var. *diminuta*) находила в почвах Англии экземпляры с очень грубой штриховкой (10—11 штрихов в 10 μ), но отличавшиеся при этом еще меньшей, по сравнению с данными Лунда, шириной (4.5—5 μ).

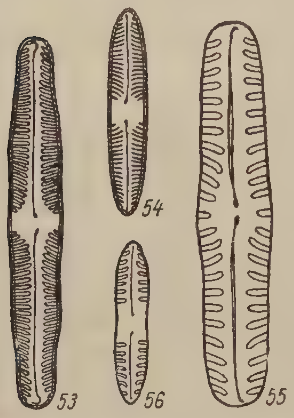


Рис. 53—56. *53* — *Pinnularia microstauron* (Ehr.) Cleve var. *ambigua* Meister (увел. 1000); *54* — *Pinnularia microstauron* (Ehr.) Cleve var. *Brebissonii* (Kütz.) Hust. f. *diminuta* Grun. (увел. 1000); *55* — *Pinnularia lata* (Breb.) W. Sm. var.? (увел. 1000); *56* — *Pinnularia intermedia* (Lagerst.) Cleve (увел. 1000).

Pinnularia microstauron var. *Brebissonii* f. *diminuta* ни разу не была встречена вместе с видом. Повидимому, она отличается от вида и от var. *ambigua* не только морфологически, но также и несколько иными требованиями к окружающей среде.

Еловый лес: на зеленых мхах, pH 5.0 (проба 7). Луг: в почве на глуб. 0.5—10 см, pH 5.46—5.54 (пробы 44, 45, 47).

104. **Pinnularia subsolaris** (Grun.) Cl. Диатомовый анализ, 1950, 3, стр. 216, табл. 72, рис. 16.

Створки широко линейные, со слегка волнистыми краями и слегка оттянутыми равномерно закругленными концами. Осевое поле относительно узкое, неодинаковой ширины на всем своем протяжении (суживающееся к концам и к центральному полю). Центральное поле овальное, неравнобокое. Штрихи в средней части створки радиальные, у концов — сильно конвергирующие. Частота штриховки 10—11 штрихов в 10 μ. Размеры створок: длина 64.6 μ, ширина 10.5 μ.

Водоросль была встречена в материале только в мертвом состоянии.

Еловый лес: на сфагновых мхах, pH 5.0 (проба 13); в почве на глуб. 0—3 см, pH 5.0 (проба 16).

105. **Pinnularia lata** (Breb.) W. Sm. var.?

Створки широко линейные, с параллельными краями, внезапно слегка вздутые по середине, равномерно закругленные на концах. Штрихи очень грубые, широко расставленные (5 в 10 μ), у центрального узелка слабо радиальные, у концов слабо конвергирующие. Осевое поле отно-

сительно широкое, переходящее в большое округлое центральное поле. Центральные поры шва сильно отклонены. Размеры створок: длина 51.2—52.2 μ, ширина 9.6—9.9 μ (рис. 55).

Встречена лишь в мертвом состоянии.

Согласно мнению Густедта (Hustedt, 1930, стр. 326), *Pinnularia lata* очень близка к *Pinnularia borealis*, отчего некоторые экземпляры этих водорослей бывают трудно отличимы друг от друга. Створки, встреченные в указанных ниже пробах, как раз представляли собой такие промежуточные формы. С одной стороны, — главным образом по ширине створки, выходящей за пределы величин, указанных в диагнозах (Диатомовый анализ, 1950, стр. 217; Hustedt, 1930) для *Pinnularia lata* (ширина 12—42 μ), — ее следовало бы отнести к *Pinnularia borealis*, с другой, — по общему очертанию (в особенности по небольшому вздутию по середине), по отогнутым центральным порам, по широкому центральному полю, — она больше походит на *Pinnularia lata*. Ее никак нельзя отождествить и ни с одной из разновидностей последней — var. *thuringiaca* (Rabh.) A. Mayer и var. *minor* Grun., самостоятельное существование которых можно в настоящее время считать признанным (Диатомовый анализ, 1950, стр. 218).

Еловый лес: на зёленых мхах, pH 5.0 (проба 11); в почве на глуб. 0—3 см, pH 5.0 (проба 16).

106. **Pinnularia borealis** Ehr. Диатомовый анализ, 1950, 3, стр. 218, табл. 78, рис. 3.

Створки коротко линейные или удлиненно эллиптические, с толстыми стенками (до 2 μ толщины), почти не суживающиеся к концам. Концы равномерно закругленные или слегка усеченные. Штрихи крайне грубые, у центрального узелка чуть заметно радиальные, у концов — столь же слабо конвергирующие. Один средний штрих вдвое короче остальных. Частота штриховки: 5—6 (7) штрихов в 10 μ. Размеры створок: длина 30.4—47.4 μ, ширина 8—12.2 μ.

Встреченная в 21 пробе, эта водоросль нередко присутствовала в виде живых, двигающихся, клеток как в свежем материале, так и в почвенных культурах. Если иметь в виду величину клеток, указываемую в диагнозе М. М. Забелиной (Диатомовый анализ, 1950; длина 28—110 μ, ширина 8—18 μ), то экземпляры, встреченные в материале упомянутых проб, отличались крайними малыми размерами. Это вполне совпадает с данными других авторов о величине клеток этой водоросли в тех случаях, когда она обитает во вневодных биотопах. Так, например, по Бристоль (Bristol, 1920a), длина клеток *Pinnularia borealis* (упоминаемой в этой работе под названием *Navicula borealis* Ehr.) из почв Англии равнялась 40—44 μ; по Бегеру, длина клеток, обнаруженных в дерновинах некоторых мхов Германии, колебалась в пределах от 18.5 до 51.9 μ (Beger, 1927), а обитавшие на мхах тирольских Альп — от 24.4 до 40 μ (Beger, 1928); Лунд (Lund, 1946) наблюдал в почвах экземпляры длиной 22—46 μ.

Распространенная почти повсеместно (но почти исключительно в пресноводных местообитаниях), эта водоросль, как правило, бывает представлена всегда немногими экземплярами (наиболее часто встречающаяся оценка: «единично»). Последнее обстоятельство заставляет относиться с известной осторожностью к утверждению о ее космополитизме. Широкое распространение этой водоросли, повидимому, основано на ее исключительной способности переносить длительное высыхание, чему, несомненно, способствует значительная толщина створки при малой величине клеток особей, ведущих вневодный образ жизни. Случайно попав в мало-мальски благоприятные условия, такие клетки могут перейти в жизнедеятель-

ное состояние, возможно, даже размножаться делением в течение некоторого, может быть, очень короткого промежутка времени. Весьма вероятно, что после отмирания эта водоросль никогда больше не будет развиваться в данном местообитании, почему последнее и нельзя считать ей свойственным. Если при этом учесть, что мертвые створки ее в силу своей толщины и массивности сохраняются неповрежденными, очевидно, гораздо дольше, чем створки других диатомовых, и поэтому гораздо чаще попадаются на глаза при микроскопических наблюдениях (кстати сказать, они легче других могут быть узнаны и по обломкам), то станет совершенно ясно, что представление о космополитизме *Pinnularia borealis* основано главным образом на находках ее клеток (или створок) в местах случайного развития. Именно такие находки способствуют созданию неверного представления о распространении этого вида и, кроме того, сильно затрудняют выяснение его истинной биологии.

Из всех перечисленных ниже местообитаний оптимальными для развития *Pinnularia borealis*, повидимому, следует считать условия жизни на поверхности почвы и во влажной травянистой подстилке на лугу. Именно здесь она чаще всего встречалась в виде живых экземпляров и в наибольшем количестве.

Еловый лес: на зеленых мхах, pH 5.0 (пробы 7, 11); на сфагновых мхах, pH 4.0—5.0 (пробы 12, 13, 14, 15); в почве на глуб. 0—3 см, pH 5.0 (проба 16). Сосновый лес: на зеленых мхах, pH 5.0 (проба 26); на сфагновых мхах, pH 4.05 (проба 35); в почве на глуб. 10 см и на глуб. 20—24 см, pH 4.0—5.22 (пробы 36, 38, 39). Луг: в почве на глуб. 0—10 см, pH 5.15—7.0 (пробы 41, 42, 43, 44, 45, 46, 47). Овсяное поле: на поверхности почвы, pH 6.5 (проба 54). Огород: на поверхности почвы, pH 6.5 (проба 55).

107. **Pinnularia intermedia** (Lagerst.) Cleve. Диатомовый анализ, 1950, 3, стр. 218. — *Pinnularia intermedia* Lagerst. Petersen, 1928a, The Aerial Algae of Iceland, p. 403, fig. 24a—g; Lund, 1946, New Phytol., 45, I, p. 92, fig. 12 A—J.

Створки линейные, со слабо вогнутыми посредине сторонами, внезапно сильно суживающиеся к тупым или слегка приостренным концам. Штриховка грубая, у центрального узелка всегда прерывающаяся, оставляющая свободным широкое, занимающее часто до 1/3 длины створки, центральное поле. Штрихи на середине параллельные или радиальные, у концов всегда конвергирующие, частота их 11—14 в 10 μ. Размеры створок: длина 13.5—22.2 μ, ширина 4.2—5 μ (рис. 56).

Небольшое число мертвых створок этой водоросли встречено в двух почвенных пробах.

Размеры встреченных экземпляров несколько отклоняются от указанных в диагнозе М. М. Забелиной (Диатомовый анализ, 1950, кн. 3, стр. 218), но, с другой стороны, вполне соответствуют таковым из диагноза Лунда (Lund, 1946), который наблюдал эту водоросль в большом количестве и отразил вариабильность ее створок на своих десяти рисунках (Lund, 1946, фиг. 12 A—J).[1] Включение Лундом в объем *Pinnularia intermedia* Lagerst., описанного позднее, но по существу совершенно

---

[1] Следует заметить, что Лунд (Lund, 1946) и Петерсен (Petersen, 1915, 1928a) не вполне точны, когда они указывают для *Pinnularia intermedia* в качестве автора Лагерстедта. В работе Лагерстедта (Lagerstedt, 1873, стр. 23) эта водоросль описана под названием *Navicula intermedia*. Под названием *Pinnularia intermedia* она встречается впервые в монографии Клеве (Cleve, 1895, Syn. II, стр. 80). Поэтому, согласно правилам ботанической номенклатуры, название этой водоросли следует писать так: *Pinnularia intermedia* (Lagerst.) Cleve.

идентичного вида *Pinnularia obscura* Krasske (1932, стр. 117, табл. III, фиг. 22) можно считать вполне справедливым. Почти без сомнения *Navicula Brebissonii* Kütz. var. *diminuta* в представлении Бристоль (Bristol, 1920a, стр. 66, фиг. 8, *10—12*), наряду с упоминаемой ею там же (стр. 66, фиг. 8, *6—9*) *Navicula intermedia* Lagerst., так же, как и *Pinnularia Brebissonii* Kütz. var. *diminuta* V. H. f. *minutissima*, описанная Петерсеном [Petersen, 1915, стр. 24 (292), фиг. 17] из почв Дании, должны быть тоже отождествлены с *Pinnularia intermedia* (Lagerst.) Cleve. Достаточным основанием для этого могут служить данные диагнозов и непосредственное сравнение рисунков упомянутых авторов. Петерсен в своей работе по аэрофильным водорослям Исландии (Petersen, 1928a) провизорно выделяет, не снабжая их особыми названиями, шесть форм *Pinnularia intermedia*, из которых безусловно следует сохранить обозначенную автором как «f. 3» форму, имеющую коротко оттянутые и почти прямо усеченные концы (Petersen, 1928a, фиг. 24, d). Вопрос о целесообразности сохранения самостоятельности остальных форм вряд ли можно разрешить в настоящем кратком примечании. Однако здесь будет интересно сопоставить размеры этих форм с цифровыми показателями, характеризующими перечисленные выше виды и разновидности (табл. 13).

Таблица 13

Сравнительные признаки видов, разновидностей и форм, являющихся синонимами *Pinnularia intermedia* (Lagerst.) Cleve

Автор	Длина створки в μ	Ширина створки в μ	Частота штриховки в 10 μ
Забелина, 1950 — *Pinnularia intermedia* (Lag.) Cl.	18—42	6—8	8
Lund, 1946 — *Pinnularia intermedia* Lagerst. (включая *P. obscura* Krasske)	12—35	4—5	9—12
Krasske, 1932 — *Pinnularia obscura* Krasske	12—21	3—4.5	15
То же, f. 1	22—26	4.5—5.2	12
» » f. 2	13—15	4.5—5.5	Ок. 9
» » f. 3	24	5.9	9—10
Petersen, 1928a — *Pinnularia intermedia* Lagerst. f. 4	33	7	8.2
f. 5	24	6.6	Ок. 8
f. 6	22	5.5	Ок. 12
Bristol, 1920a — *Navicula intermedia* Lagerst.	17—27	4.5—6	10—11
Bristol, 1920a — *Navicula Brebissonii* Kütz. var. *diminuta*	19—24	4.5—5	10—11
Petersen, 1915 — *Pinnularia intermedia* Lagerst.	21.5	6.1	9
Petersen, 1915 — *Pinnularia Brebissonii* Kütz. v. *diminuta* V. H. f. *minutissima*	15—17	4—5	Ок. 10
Lagerstedt, 1873[1] — *Navicula intermedia* Lagerst.	18—42	6—8	7—9

Обобщая данные, приведенные в табл. 13, можно принять за истинные иные, более широкие, пределы колебания размеров и частоты штри-

[1] Количество штрихов, по автору, 18—22 в 25 μ.

ховки вида *Pinnularia intermedia*, а именно: длина 12—42 μ, ширина (3)—4—8 μ, штрихов (7)—9—12—(15) в 10 μ.

Характеризуемая А. П. Жузе (1939, стр. 18) как «высокосеверная фригидофильная форма с ограниченным ареалом распространения», *Pinnularia intermedia*, очевидно, является к тому же типичной почвенной водорослью.

Луг: в почве на глуб. 0.5 см, pH 5.5 (проба 44). Огород: на поверхности почвы, pH 6.5 (проба 55).

108. **Pinnularia brevicostata** Cleve. Диатомовый анализ, 1950, 3, стр. 222, табл. 69, рис. 10.

Створки линейные, с параллельными краями и плавно, широко закругленными концами. Осевое поле широкое (занимает не менее 1/3 поверхности створки), центральное — прямоугольное, сравнительно узкое, доходящее до краев створки. Штрихи короткие, грубые, на всем протяжении створки параллельные. Штрихов 9—10 в 10 μ. Размеры створок: длина 71.4—99.4 μ, ширина 9.5—11.6 μ.

Встречена только в мертвом состоянии.

Сосновый лес: в почве на глуб. 20 см, pH 4.24 (проба 38).

109. **Pinnularia viridis** (Nitzsch.) Ehr. var. **diminuta** Mayer. Диатомовый анализ, 1950, 3, стр. 226.

Створки ланцетные или удлиненно-эллиптические, со слабо выпуклыми краями и тупыми концами. Осевое поле узкое, центральное — неправильно округлое, несколько более расширенное в направлении смещения центральных пор. Штрихи у центрального поля слегка радиальные, у концов — слегка конвергирующие. Штрихов 14 в 10 μ. Размеры створок: длина 25.2 μ, ширина 6.3 μ (рис. 57).

Эта водоросль встречена только в одной пробе огородной почвы, где непосредственным наблюдением установлено присутствие живых экземпляров. В культурах на питательной среде не развивалась.

Немного отклоняясь по величине от размеров, указанных в диагнозе М. М. Забелиной (Диатомовый анализ, 1950), клетки встреченной водоросли по длине и ширине вполне соответствуют данным Лунда (Lund, 1946) для *Pinnularia viridis* (typ.). В примечании к этому виду автор отмечает, что «бóльшая часть экземпляров была близка к var. *diminuta* Mayer» (стр. 94). В справедливости последнего замечания можно также убедиться при взгляде на рисунки, имеющиеся в упомянутой работе (фиг. 12, K—N). Из них фиг. 12, K по всем признакам абсолютно совпадает с внешним видом клеток встреченной нами водоросли.

Не исключена возможность, что var. *diminuta* является разновидностью, специально приспособившейся к условиям наземного существования.

Огород: на поверхности почвы, pH 6.5 (проба 55).

110. **Pinnularia viridis** (Nitzsch.) Ehr. var. **rupestris** (Hantzsch) Cleve. Диатомовый анализ, 1950, 3, стр. 226, табл. 70, рис. 2.

Створка узко ланцетная, плавно закругленная на концах. Осевое поле узкое, без расширения переходящее в центральное поле. Центральное поле неравнобоко эллиптическое, относительно небольшое, занимающее не более 1/3 ширины створки. Штриховка на середине слабо радиальная, на концах слабо конвергирующая, вследствие сравнительной грубости штрихов кажущаяся тесной (15 штрихов в 10 μ). Размеры створки: длина 44.7 μ, ширина 6.8 μ (рис. 58).

Встречен всего лишь один мертвый экземпляр. Соответствуя по описанию и размерам диагнозам М. М. Забелиной (Диатомовый анализ, 1950) и Густедта (Hustedt, 1930), этот экземпляр существенно отличается от изображенного Петерсеном в одной из его работ по аэрофильным водорослям Дании (Petersen, 1932а, фиг 5). Ссылаясь на рисунок в атласе Шмидта (Schmidt, 1874—1937, табл. 45, фиг 44), кстати сказать, весьма выделяющийся из всей серии рисунков, приводимых в атласе для этой водоросли (табл. 45, фиг. 38—44), Петерсен, однако, упускает из виду наличие у его экземпляра не свойственного *Pinnularia viridis* большого округлого центрального поля, а также более редкой штриховки (11 штрихов в 10 μ) по сравнению с указанной для этой разновидности в диагнозе Густедта (Hustedt, 1930). Поэтому водоросль, встреченную Петерсеном, вряд ли можно бесспорно относить к *Pinnularia viridis*.

Водоросль, обнаруженная в указанной ниже пробе, вполне тождественна с другим рисунком в атласе Шмидта (Schmidt, 1874—1937, табл. 45, фиг. 43), который, безусловно, в большей мере отражает характерные черты *Pinnularia viridis*, в частности ее var. *rupestris*. Принадлежность к последней встреченной нами водоросли поэтому можно считать вполне несомненной.

Сосновый лес: на зеленых мхах, pH 4.5 (проба 31).

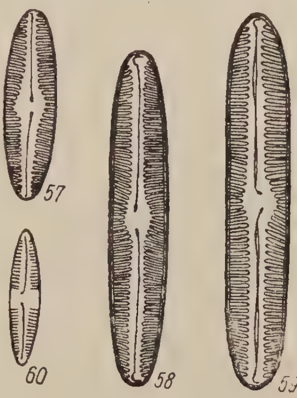


Рис. 57—60. *57 — Pinnularia viridis* (Nitzsch.) Ehr. var. *diminuta* Mayer (увел. 1000); *58 — Pinnularia viridis* (Nitzsch.) Ehr. var. *rupestris* (Hantzsch) Cleve (увел. 1000); *59 — Pinnularia viridis* (Nitzsch) Ehr. var. *sudetica* (Hilse) Hust. (увел. 1000); *60 — Caloneis fasciata* (Lagerst.) Cleve (увел. 1000).

111. **Pinnularia viridis** (Nitzsch.) Ehr. var. **sudetica** (Hilse) Hust. Диатомовый анализ, 1950, 3, стр. 226, табл. 70, рис. 5.

Створки широко линейные, с почти параллельными краями, немного суживающиеся у равномерно закругленных концов. Структура створок подобна структуре створок var. *diminuta*. Штрихов 10—12 в 10 μ. Размеры створок: длина 42—60 μ, ширина 8—10 μ (рис. 59).

Водоросль не развивалась в культурах на питательных средах, однако неоднократно была находима в виде нормально окрашенных двигающихся экземпляров в свежесобранном материале и во влажных камерах. В большинстве случаев встречались мелкие экземпляры, обладающие крайними малыми, по отношению к указанным в диагнозе (Диатомовый анализ, 1950), размерами.

Сосновый лес: в почве на глуб. 20 см, pH 4.24 (проба 38). Луг: в почве на глуб. 0—0.5 см, pH 5.5—7.0 (пробы 41, 44). Овсяное поле: на поверхности почвы, pH 6.5 (проба 54).

112. **Neidium affine** (Ehr.) Cleve f. **hercynica** (A. Mayer) Hust. Hustedt, 1930, Bacil., 10, S. 243.

Отличается от вида линейно-эллиптической формой створки и отсутствием оттянутых концов. Размеры створки колеблются в меньших пределах, чем это имеет место у вида. Частота тонко пунктированных параллельных штрихов около 30 в 10 μ. Встреченный экземпляр имел длину 57.4 μ, ширину 12.7 μ.

Сосновый лес: в почве на глуб. 20 см, pH 4.24 (проба 38).

113. **Neidium affine** (Ehr.) Cleve var. **longiceps** (Greg.) Cleve. Диатомовый анализ, 1950, 3, стр. 232, табл. 73, рис. 7; Hustedt, 1930, Bacil. 10, S. 244, Fig. 378.

Отличается от вида линейной формой створки со слабо вогнутыми сторонами и сильно оттянутыми, но неголовчатыми, широко закругленными концами. Штриховка не различима. Размеры створки: длина 32.8 μ, ширина 6.1 μ.

Эта водоросль была встречена в виде мертвых экземпляров вместе с предыдущей формой.

Сосновый лес: в почве на глуб. 20 см, pH 4.24 (проба 38).

114. **Caloneis fasciata** (Lagerst.) Cleve. Lund, 1946, New Phytol., 45, I, p. 58, fig. 2, L, M, Q—T; Petersen, 1928a, The Aerial Algae of Iceland, p. 382.

Створки ланцетные. Осевое поле сравнительно широкое, постепенно расширяющееся к середине створки, центральное поле прямоугольное, доходящее до краев створки. Штрихи параллельные, реже у центрального поля слегка радиальные, а у концов параллельные или даже слабо конвергирующие. Частота штриховки: 20—25 штрихов в 10 μ. Размеры створок: длина 14.5—26.2 μ, ширина 3.7—4.5 μ (рис. 60).

Встречены только мертвые экземпляры в пяти почвенных пробах.

Систематическое положение этой водоросли несколько спорно. Одни авторы, как, например, М. М. Забелина (Диатомовый анализ, 1950) и Густедт (Hustedt, 1930), не признают самостоятельности этого вида, расчленяя его на два других вида — *Caloneis bacillum* (Grun.) Mereschk. и *Pinnularia fasciata* Lagerstedt. К первому Густедт причисляет экземпляры, имеющие ясные продольные линии и штриховку, более или менее параллельную только на середине створки и слегка радиальную у ее концов. К *Pinnularia fasciata* он относит экземпляры с неясными продольными линиями и со штрихами, конвергирующими у концов. Другие, как, например, Лунд (Lund, 1946) и Петерсен (Petersen, 1928a, 1935), признают самостоятельное существование *Caloneis fasciata*, считая прообразом этого вида *Navicula fasciata* Lagerstedt (1873, стр. 34, табл. II, фиг. 11). Они включают в объем вида *Caloneis fasciata* также *Navicula fontinalis* Grun. (Petersen, 1915, фиг. 4), которую Петерсен (Petersen, 1928a, стр. 383) низводит в ранг разновидности *Caloneis fasciata* (var. *fontinalis*).

У экземпляров, встреченных в указанных ниже пробах, продольные линии были почти незаметны, штриховка была преимущественно параллельная, хотя имелись всевозможные сочетания параллельных, слабо радиальных и слабо конвергирующих штрихов. При этом встреченные экземпляры показали наибольшее сходство именно с рисунком *Navicula fontinalis*, приведенным Петерсеном (Petersen, 1915, фиг. 4), а отчасти также с одним из рисунков *Caloneis fasciata* Лунда (Lund, 1946, фиг. 2, M).[1] По свидетельству последнего, экземпляры, встреченные им в почвах Англии, имели тоже различный характер штриховки, а продольные линии «иногда были заметны в виде ряда точек на протяжении, по крайней мере, части створки» (стр. 59), т. е., иными словами, были тоже не всегда ясны. Поэтому кажется весьма вероятным, что *Caloneis fasciata* (Lagerst.) Cleve (=*Navicula fontinalis* Grun.), характеризующийся преимущественно параллельной штриховкой и неясными продольными линиями, имеет все-таки

[1] В цитируемой работе Лунда большинство рисунков вообще, а рисунки *Caloneis fasciata* в особенности выполнены автором довольно небрежно, что делает сравнение с ними других рисунков и определяемых экземпляров часто весьма затруднительным.

право на самостоятельное существование и что в материале, послужившем основанием для настоящей работы, присутствовал именно этот вид.

Выделение новых разновидностей и форм, как это делает Петерсен (Petersen, 1928a), повидимому, следует признать преждевременным; требуется предварительное более полное выяснение систематического положения вида.

Интересно отметить приуроченность этого вида к почвам, при этом к почвам луговым (овсяное поле, где также была встречена эта водоросль, расположено вблизи исследованного луга и, очевидно, связано с ним своим происхождением). В количественном отношении он был более обильно представлен на поверхности почвы, а экземпляры, найденные здесь, были крупнее глубинных. Подмеченная впервые Петерсеном (Petersen, 1928a) и наблюдавшаяся также Лундом (Lund, 1946) характерная особенность створок этого вида, именно наличие более тонкой штриховки у более крупных экземпляров и наоборот — более грубой штриховки у более мелких, имело место и в материале перечисленных проб.

Луг: в почве на глуб. 0.5—10 см, pH 5.15—5.54 (пробы 45, 46, 47, 48). Овсяное поле: на поверхности почвы, pH 6.5 (проба 54).

115. **Amphora ovalis** Kütz. var. **pediculus** Kütz. Диатомовый анализ, 1950, 3, стр. 262, табл. 83, рис. 16.

Створка почти полукруглая, со слабо выпуклой брюшной и сильно выпуклой спинной сторонами. Осевое поле узкое, центральное выражено только на брюшной стороне. Ближе к спинному краю на створке имеется небольшое овальное гиалиновое пятно. Шов слегка изогнут. Штриховка довольно грубая, частота ее 15 штрихов в 10 μ. Размеры створки: длина 17.2 μ, ширина 5 μ (рис. 61).

Встречены единичные мертвые экземпляры.

Вряд ли принадлежит к числу типичных эдафофильных водорослей.

Луг: в почве на глуб. 0—0.5 см, pH 6.36 (проба 43).

116. **Cymbella cuspidata** Kütz. Диатомовый анализ, 1950, 3, стр. 282, табл. 88, рис. 15.

Створка навикулоидная, с сильно оттянутыми, но неголовчатыми концами. Осевое поле узкое, центральное небольшое, круглое. Штрихи радиальные, ясно линированные, средние короче прочих. Частота штриховки: 12—13 штрихов в 10 μ. Размеры створки: длина 31.4 μ, ширина 12.9 μ.

В материале был обнаружен всего один мертвый экземпляр этой водоросли.

Еловый лес: на сфагновых мхах; pH 4.5 (проба 15).

117. **Cymbella gracilis** (Rabh.) Cleve. Диатомовый анализ, 1950, 3, стр. 284, табл. 88, рис. 20.

Створки слабо изогнуты, с почти прямой, иногда даже слегка выпуклой брюшной стороной, с тупыми, внезапно отклоняющимися к брюшной стороне концами. Шов оканчивается на спинной стороне. Конечные узелки плохо заметны. Осевое поле узкое, центральное не выражено. Штрихов 11—12 в 10 μ. Штрихи по середине створки слегка радиальные, у концов параллельные или немного конвергирующие. Размеры створок: длина 32.4—34.8 μ, ширина 5.4 μ (рис. 62).

Створки этой водоросли, встреченной только в двух пробах, были найдены в водной культуре, где они входили в состав интенсивно зеленого налета, опоясывавшего колбу по боковой ее стенке вдоль границы пита-

тельной жидкости. Налет состоял в основном из покоящихся стадий *Chlamydomonas* и *Chlorochytrium paradoxum*. Кроме *Cymbella gracilis* здесь были встречены также и другие диатомовые. Присутствие значительного числа створок, приблизительно одинаковых по размерам, говорит о том, что диатомовые развивались в культуре, некоторое время вегетировали и даже размножались, но к моменту просмотра культуры,[1] в силу каких-то причин погибли.

Несколько меньшая по сравнению с указанной в диагнозах М. М. Забелиной (Диатомовый анализ, 1950) и Густедта (Hustedt, 1930) ширина створок (по диагнозам 7—10 μ) может быть объяснена особыми условиями развития в культуре. Однако у Густедта в отношении ширины створки существует некоторое противоречие между диагнозом и рисунком. Если исходить из масштаба, указанного для последнего (×1000), то изображенная створка будет иметь в ширину не более 5 μ, что находится в полном соответствии с данными настоящей работы.

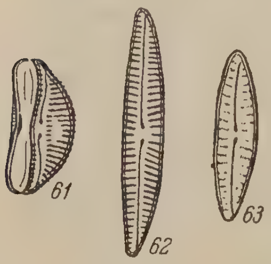


Рис. 61—63. *61 — Amphora ovalis* Kütz. var. *pediculus* Kütz. (увел. 1000); *62 — Cymbella gracilis* (Rabh.) Cleve (увел. 1000); *63 — Cymbella perpusilla* A. Cleve (увел. 1000).

Было бы неправильным считать *Cymbella gracilis* типичной аэрофильной или почвенной водорослью. Некоторые имеющиеся в литературе данные о встречаемости ее на почве и мхах (Petersen, 1928a; 1928b, 1932a; Beger, 1928; Hustedt, 1934) почти во всех случаях свидетельствуют также и об обильном увлажнении субстрата.

Сосновый лес: на сфагновых мхах, pH 4.05 (проба 35); в почве на глуб. 10 см, pH 4.0—4.5 (проба 36).

118. **Cymbella perpusilla** A. Cleve. Диатомовый анализ, 1950, 3, стр. 284, табл. 88, рис. 22.

Створки в очертании почти ланцетные, с притупленными концами. Спинная сторона немного более выпукла, чем брюшная. Осевое поле узкое, центральное не выражено. Шов у концов заметно загибается к спинной стороне. Штриховка сравнительно тонкая, но в большинстве случаев довольно редкая: 9—11 (13) штрихов в 10 μ, у концов створки несколько более частая. Штрихи параллельные (лишь у концов слегка радиальные), тонко линированные. Размеры створок: длина 21.1—24.9 μ, ширина 4.4—5.1 μ (рис. 63).

Встречена только в мертвом состоянии в одной пробе, но в количественном отношении была представлена весьма обильно. Это дает основание предполагать, что в течение какого-то периода времени в данном местообитании присутствовали живые размножающиеся клетки. Поскольку створки найдены в гумусовом горизонте, ныне погребенном под слоем сфагнового торфа, развитие этой водоросли, очевидно, совпало по времени с первой стадией заболачивания леса, что, несомненно, было связано со значительным увлажнением почвы.

Литературные данные о почвенном образе жизни *Cymbella perpusilla* в настоящее время отсутствуют.

Сосновый лес: в почве на глуб. 20 см, pH 4.24 (проба 38).

119. **Epithemia zebra** (Ehr.) Kütz. var. **porcellus** (Kütz.) Grun. Диатомовый анализ, 1950, 3, стр. 305, табл. 95, рис. 3.

[1] Культура была поставлена 31 мая 1948 г., первый просмотр производился 27 сентября 1948 г.

Створка слабо изогнута, со слегка волнистым брюшным (два вздутия!) и равномерно выпуклым спинным краем, с сильно оттянутыми головчатыми концами. Ветви шва сходятся под острым углом на середине вальварной плоскости. Радиальных ребер 4 в 10 μ. Рядов ареол 10—11 в 10 μ. Ареол в рядах 15 в 10 μ. Размеры створки: длина 49.1 μ, ширина 8.9 μ.

Встречена всего одна мертвая створка.

Наш экземпляр немного отличался от диагнозов И. А. Киселева (Диатомовый анализ, 1950) и Густедта (Hustedt, 1930, стр. 385) для *Epithemia zebra* меньшей частотой рядов ареол (по диагнозам 12—14 рядов в 10 μ) и наличием между ребрами только 2—4 таких рядов против 4—8 по диагнозам. Не вполне соответствуя также рисунку Густедта (Hustedt, 1930, фиг. 731), он, однако, оказался совершенно тождественным с изображением этой разновидности в атласе Шмидта (Schmidt, 1874—1937, табл. 252, фиг. 18).

Является, несомненно, гидрофильной водорослью, нередко встречающейся также в минерализованных водоемах (Порецкий, 1940; Прошкина-Лавренко, 1924, 1936).

Еловый лес: на сфагновых мхах, pH 5.0 (проба 13).

120. **Hantzschia amphioxys** (Ehr.) Grun. Диатомовый анализ, 1950, 3, стр. 312, табл. 97, рис. 1, *а*, *б*.

Створки слегка изогнутые, со слабо головчатыми концами. Довольно тонких, в отдельных случаях трудно различимых, штрихов 15—25 в 10 μ. Килевых точек 6—9 в 10 μ. Размеры створок: длина 35—92.9 μ, ширина 5.4—10.5 μ.

Найденная в 17 пробах, эта водоросль часто встречалась живой как при просмотре свежесобранного материала, так и в культурах на жидкой и твердой (агаровой) среде. Особенно хорошо развивалась она в культурах огородной почвы.

Исключительная вариабильность этого вида послужила причиной выделения многочисленных разновидностей. Различаясь главным образом по размерам и по частоте штриховки, большинство из них, однако, связано друг с другом постепенными переходами (что, между прочим, было отмечено по отношению к некоторым из них и в материале, исследованном для настоящей работы). Поэтому, за исключением разве var. *vivax* (Hantzsch) Grun. и, может быть, f. *capitata* O. Müll., существование их в качестве самостоятельных таксономических единиц едва ли можно признать закономерным.

Представление о космополитизме этой водоросли основано, повидимому, на тех же причинах, на которых основывается и представление о космополитизме *Pinnularia borealis* и о которых уже говорилось в соответствующем месте (стр. 153—154). Среди чрезвычайно большого количества данных об ее распространении [1] точные указания на ее массовое развитие встречаются лишь единично. Вот их краткий перечень:

«Около озера Севан, в древнем торфянике — массовое развитие» (Жузе, 1939, стр. 13);

«Район Нижней Волги. В образцах почв с глубины 5 и 55 см, в массовом количестве» (Жузе, 1939, стр. 29);

«Болото Поггенполь. В дерновинах лиственных мхов, вне воды, масса» (Hustedt, 1934, стр. 395);

---

[1] Для сбора этих данных было просмотрено свыше 40 работ русской и иностранной литературы, в числе которых содержатся все работы по аэрофильным и почвенным водорослям, начиная с 1915 г. по настоящее время.

«Тяжелая глинистая почва из Вейенстефан, удобрявшаяся в течение двух лет сульфатом аммония, масса» (Gistl, 1932, стр. 647);

«Крепкая глинистая почва из Этцвиль, удобрявшаяся навозом, калием и, в течение трех лет, суперфосфатом, масса» (Gistl, 1932, стр. 648).

Если прибавить сюда несколько случаев нахождения ее с отметкой «часто» (или соответствующей таковой), то приходится признать, что сколько-нибудь значительное развитие этой водоросли, по крайней мере во вневодных условиях, представляет собой довольно редкое явление.

Между тем способностью противостоять неблагоприятным условиям *Hantzschia amphioxys* обладает, повидимому, отнюдь не в меньшей степени, чем *Pinnularia borealis*. Так, например, по свидетельству Беккереля (Becquerel, 1936), развитие ее (вместе с *Pinnularia viridis* и некоторыми другими, главным образом зелеными водорослями) было установлено в культурах высушенных почвенных проб, которые перед постановкой культур подвергались длительному хранению в безвоздушном пространстве и действию температур, близких к абсолютному нулю.[1] Такая стойкость плазмы по отношению к суровым физическим воздействиям несомненно должна давать организму неоспоримые преимущества в борьбе за существование. Эти преимущества дают ей возможность существовать в таких условиях, где другие водоросли неминуемо погибают. Отсюда частая встречаемость клеток, створки которых к тому же имеют настолько характерный вид, что делает эту водоросль всегда легко узнаваемой и определимой даже по обломкам створок. Но нужно признать совершенно ошибочным на основании лишь случайных единичных находок (при этом иногда только ее мертвых створок) считать эту водоросль убиквистом, способным всюду нормально вегетировать и размножаться. Более точному выяснению ее биологии нередко мешает в известной степени предвзятое мнение об ее повсеместном распространении.

Тот факт, что из всех взятых для настоящей работы проб, *Hantzschia amphioxys* наиболее обильно и в живом состоянии была представлена в пробах удобренной огородной почвы и влажной подстилки на лугу, говорит, повидимому, о наличии особо благоприятных условий для ее развития в таких эутрофных местообитаниях. Подобное мнение высказал также Петерсен (Petersen, 1935), ссылающийся на данные некоторых, ранее опубликованных работ (Bristol, 1920 a; Gistl, 1932, 1933), а позднее — Э. А. Штиной (1953).

Некоторыми исследователями *Hantzschia amphioxys* была обнаружена в глубоких слоях почв (Bristol-Roach, 1927a — на глубине до 30 см; Moore a. Karrer, 1919 — на глубине 1 м; Болышев и Манучарова, 1952 — на глубине до 1 м).

Еловый лес: на зеленых мхах, pH 5.0 (проба 8); на сфагновых мхах, pH 4.0—5.0 (пробы 12, 13, 14, 15); в почве на глуб. 0—5 см, pH 3.5—5.0 (пробы 16, 17). Сосновый лес: на зеленых мхах, pH 5.0 (проба 26); на сфагновых мхах, pH 4.05 (проба 35); в почве на глуб. 10 см и на глуб. 20—24 см, pH 4.0—5.22 (пробы 36, 38, 39). Луг: в почве на глуб. 0—0.5 см, pH 5.5—7.0 (пробы 41, 43, 44). Овсяное поле: на поверхности почвы, pH 6.5 (проба 54). Огород: на поверхности почвы, pH 6.5 (проба 55).

121. **Nitzschia palea** (Kütz.) W. Sm. Диатомовый анализ, 1950, 3, стр. 333, табл. 103, рис. 5.

Створки линейные, внезапно суживающиеся или линейно-ланцетные, постепенно суживающиеся к концам. Концы иногда слегка оттянуты.

---

[1] Об экспериментах Беккереля см. стр. 84 настоящей работы.

Штриховка очень нежная, обычно незаметная. Килевых точек 9—12 в 10 μ. Размеры створок: длина 17.4—24.2 μ, ширина 2.4—3 μ, в отдельных случаях до 4 μ.

Водоросль встречена в семи пробах. В водной культуре одной из этих проб (слабо разложившийся торф из соснового леса) наблюдалось довольно большое развитие ее в интенсивно зеленом налете на боковой стенке колбы у поверхности раствора, где она находилась в сообществе с *Chlamydomonas oblongella*, *Ch. Peterfii*, *Chlorochytrium paradoxum*, *Frustulia rhomboides* var. *saxonica*, *Pinnularia interrupta* f. *minor* и *Cymbella gracilis*. Интересно отметить, что именно здесь преобладали створки ланцетной формы, постепенно суживающиеся к концам, а также попадалось довольно значительное количество слегка искривленных экземпляров.

Вариабильность створок этой водоросли, повидимому, весьма велика, причем, по данным Лунда (Lund, 1946, стр. 102, фиг. 16 V—BB и 17, A—R), она гораздо сильнее выражена у особей, ведущих вневодный образ жизни.

Являясь широко распространенной водорослью, *Nitzschia palea* встречается в самых разнообразных местообитаниях. Однако массовое развитие ее отмечалось обычно только в водных условиях или во всяком случае при наличии в субстрате капельно-жидкой воды (см., например: Засухин, Кабанов и Неизвестнова, 1927, 1928; Hustedt, 1934). С другой стороны, судя по многочисленным литературным данным, наблюдается известное тяготение этой водоросли к эутрофным местообитаниям. Так, например, она часто указывается для различных минерализованных и соленых водоемов (Прошкина-Лавренко, 1924, 1936; Порецкий, 1940), а А. И. Прошкина-Лавренко (1930, стр. 230) относит ее даже к числу солоноватоводных видов. Бегер (Beger, 1928) находил эту водоросль среди мхов на известковых скалах, Джемс (James, 1935) — в некультивируемой известковой почве, а К. И. Мейер (1937а) и Петерсен (Petersen, 1932а) — в болотах эутрофного типа. Наконец, она известна также и в качестве обитателя культивируемых почв (Bristol, 1920а; Moore a. Carter, 1926; Bristol-Roach, 1927а; Штина и Болышев, 1951), где она была обнаружена в живом состоянии даже на глубине свыше 4 футов[1] (Moore a. Carter, 1926). Не исключена возможность, что она участвует в общем круговороте веществ путем химического воздействия на некоторые минеральные составные части почвы (Виноградов и Бойченко, 1942). Столь широкая экологическая амплитуда этой водоросли связана с высокой устойчивостью ее к неблагоприятным условиям, по крайней мере к перенесению длительного высыхания. В этом отношении данные Бристоль (Bristol, 1919b), обнаружившей ее жизнеспособной после 49-летнего хранения сухой почвенной пробы, можно считать устаревшими: согласно произведенным сравнительно недавно экспериментам Беккереля (Becquerel, 1942), *Nitzschia palea* var. *minuta* способна переживать в высушенном состоянии, на теряя при этом жизнеспособности, период в 98 лет.

Таким образом, весьма вероятно, что представление о повсеместном распространении *Nitzschia palea* основывается на том же, на чем основывается представление о космополитизме *Hantzschia amphioxys* и *Pinnularia borealis* (см. примечания к этим видам). Нахождение случайно занесенных жизнеспособных клеток, помещение названия водоросли без всяких оговорок в списки форм для того или иного местообитания, а затем некритическое использование этих списков в других работах неизбежно приводит к неправильным, столь же случайным выводам.

---

[1] 4 фута составляют приблизительно 1.2 м.

Здесь не представляется возможным произвести полный обзор и критический пересмотр того обильного литературного материала, касающегося этой водоросли, который опубликован. Данные же настоящей работы позволяют вынести предположительное суждение лишь о двух чертах ее биологии: прежде всего об ее эутрофности, и, до некоторой степени, об ее гидрофильности.

Сосновый лес: на сфагновых мхах, pH 4.05 (проба 35); в почве на глуб. 10 см, pH 4.0—4.5 (проба 36). Луг: в почве на глуб. 0—0.5 см, pH 5.15—7.0 (пробы 41, 43, 46). Овсяное поле: на поверхности почвы, pH 6.5 (проба 54). Огород: на поверхности почвы, pH 6.5 (проба 55).

ОСНОВНЫЕ ПОЛОЖЕНИЯ

1. Были исследованы состав и распределение водорослей в трех растительных ассоциациях на территории Ленинградской области: Piceetum myrtilloso-caricoso-hylocomiosum, Pinetum mixto-vaccinioso-sphagnosum и Agrostidetum leontodontosum. Кроме того, для сравнения был определен состав водорослей двух почвенных образцов, взятых в культурных фитоценозах: на овсяном поле и огороде.

2. Установлено, что водоросли присутствуют во всех исследованных сообществах как естественных, так и культурных.

Общее количество водорослей, встреченных в перечисленных растительных группировках, составляет 121 вид, разновидность и форму. По отдельным типам они распределяются следующим образом: синезеленых 14, зеленых 39, желтозеленых 7, диатомовых 61.

3. Субстратами для поселения водорослей служат стволы деревьев, мхи и почва.

4. Наствольные водоросли, входящие в состав внеярусной растительности, являются типично аэрофильными. Они представлены чрезвычайно малым количеством видов (чаще всего налеты бывают образованы одним каким-либо видом) и не играют существенной роли в жизни сообщества.

5. Водоросли, обитающие в дерновинах лесных и луговых мхов, тоже входят в состав внеярусной растительности, но в отличие от наствольных не представляют собой ясно очерченной экологической группы. Поэтому несмотря на то, что во мхах иногда встречается сравнительно большое количество видов, термин «бриофильные» можно применять по отношению к водорослям лишь как обозначение субстрата, на котором водоросли произрастают, и ни в коем случае не придавать ему более глубокого экологического смысла.

Существование разницы во флористическом составе водорослей, населяющих дерновины зеленых мхов и дерновины мхов сфагновых, что наблюдалось некоторыми исследователями при изучении болотных и водных мхов, для мхов лесных не подтверждается данными настоящей работы.

Несколько большее количество видов водорослей присутствует в дерновинах тех мхов, которые способны лучше удерживать воду в силу их морфологических и физиологических особенностей. Такими мхами из исследованных являются виды *Sphagnum*, *Polytrichum*, а также *Dicranum undulatum*.

6. Почвенные водоросли входят в состав яруса почвенной микрофлоры и, несомненно, образуют многочисленные синузии, точное выделение которых в настоящее время невозможно ввиду отсутствия достаточно разработанной системы жизненных форм водорослей. Количественно

водоросли в почве представлены весьма обильно и, очевидно, имеют большое значение в жизни фитоценозов, поскольку участвуют в почвенных микробиологических процессах. Современное представление о почвообразовательном процессе, протекающем при участии растительности и в большой мере при участии микроорганизмов, позволяет считать почвенные водоросли особой экологической группой, качественно отличной от групп водорослей аэрофильных и гидрофильных, которым она может быть противопоставлена. Предложенный ранее термин «эдафофильные водоросли» целесообразно сохранить для обозначения экологической группы почвенных водорослей.

7. Установлено, что исследованные ассоциации имеют различный состав эдафофильных водорослей, который зависит от генезиса почвы и от характера и глубины залегания почвенного горизонта.

Торфянисто-подзолисто-глеевая почва соснового леса содержит ряд болотных видов. Дерново-подзолистая луговая почва характеризуется преобладанием синезеленых водорослей.

Флора водорослей глубоких горизонтов обычно содержит виды, встречающиеся и на поверхности почвы, хотя и не обязательно на поверхности почвы именно данной ассоциации.

Количество видов водорослей определенно более велико в луговой почве. Однако характерными для луговой почвы являются всего лишь 16.5% видов от общего их количества, что можно поставить в связь с вторичным происхождением луговой почвы. Меньшие по абсолютному значению количества видов водорослей в лесных почвах содержат зато большее число характерных видов; почва елового леса 23%, а почва соснового леса 29%.

По мере углубления в толщу почвы количество видов водорослей падает. Подобная стратификация водорослей, однако, иногда претерпевает инверсию, что было констатировано в почвах луга и сфагнового сосняка. И в том и в другом случае наблюдалось увеличение числа видов в горизонте A_1 по сравнению с горизонтом A_0 в целом или с нижней его частью, что, несомненно, находится в связи с особенностями аккумулятивного горизонта A_1, в значительной мере определяющего богатство почвы теми или иными химическими веществами. Это является еще одним доказательством того, что генезис и свойства отдельных почвенных горизонтов оказывают существенное влияние на состав флоры водорослей и в то же время не может рассматриваться как нарушение общей тенденции уменьшения количества видов водорослей с глубиной, а свидетельствует о наличии микростратификации водорослей в почве. Наличие микростратификации подтверждается также неравномерным распределением водорослей в пределах одного и того же горизонта, например в горизонте BG луговой почвы, где водоросли были встречены лишь в более глубокой части горизонта (на глубине 50 см) и полностью отсутствовали в его верхнем слое (на глубине 30 см).

Таким образом, мнение некоторых зарубежных авторов о существовании космополитной, всюду распространенной, группировки почвенных водорослей следует считать необоснованным и ошибочным.

8. Из наблюдений за культурами установлено, что водоросли в результате вегетации способны смещать pH среды в щелочную сторону более чем на 3.5 и в кислую — на 1.24. Но если при данном составе солей в культуральном растворе смещение pH в щелочную сторону можно объяснить образованием избытка ионов $K^{\cdot}$ и $Ca^{\cdot\cdot}$, то для смещения pH в кислую сторону не может быть найдено столь естественной причины. Повидимому, здесь, так же, как и в общем нарушении буферности раствора, оказали

свое влияние какие-то особые выделения водорослей (в частности, хламидомонад), что может рассматриваться как активное участие водорослей в изменении окружающей их среды.

9. Состав флоры водорослей обрабатываемых почв, насколько можно об этом заключить на основании анализа двух поверхностных образцов с овсяного поля и огорода, зависит от происхождения почвы и насчитывает сравнительно большое количество видов, многие из которых, как правило, показывают массовое развитие.

На почве овсяного поля встречены два вида синезеленых водорослей, являющихся азотофиксаторами.

СПИСОК РАСТЕНИЙ (КРОМЕ ВОДОРОСЛЕЙ), УПОМИНАЕМЫХ В ТЕКСТЕ.

Лишайники (Lichenes)
Variolaria arborea Ljub.
Parmelia physodes (L.) Ach.
Peltigera aphthosa (L.) Hoffm.
Cladonia fimbriata (L.) Fr. var. *simplex* (Weiss.) Flot.
Мохообразные (Bryophyta)
Blasia pusilla L.
Lophocolea heterophylla (Schrad.) Dam.
Scapania irrigua (Nees.) Dam.
Entodon Schreberi (Willd.) Moenkem.
Hylocomium proliferum (L.) Lindb.
Dicranum undulatum Ehrh.
Dicranum scoparium (L.) Hedw.
Aulacomnium palustre (L.) Schwaegr.
Rhytidiadelphus squarrosus (L.) Warnst.
Ceratodon purpureus (L.) Brid.
Pohlia nutans (Schreb.) Lindb.
Brachythecium salebrosum (Hoffm.) Br. eur.
Catharinea undulata (L.) Wed. et Mohr.
Polytrichum commune L.
Polytrichum strictum Banks.
Sphagnum amblyphyllum Russow.
Sphagnum Girgensohnii Russow.
Sphagnum acutifolium Ehrhardt.
Sphagnum centrale C. Jensen.
Sphagnum magellanicum Bridel.
Папоротникообразные (Pteridophyta)
Dryopteris spinulosa (Mill.) O. Ktze.
Equisetum silvaticum L.
Голосеменные (Gymnospermae)
Picea excelsa Link.
Pinus silvestris L.
Покрытосеменные (Angiospermae)
Anthoxanthum odoratum L.
Phleum pratense L.
Agrostis canina L.
Deschampsia caespitosa (L.) P. B.
Deschampsia flexuosa (L.) Trin.
Phragmites communis Trin.
Eriophorum vaginatum L.
Carex globularis L.
Luzula pallescens (Wahlb.) Bess.
Majanthemum bifolium (L.) F. Schmidt
Salix nigricans (Sm. ex. p.) Enand.
Salix caprea L.
Salix aurita L.
Populus tremula L.
Betula verrucosa Ehrh.
Betula pubescens Ehrh.
Alnus incana Mnch.
Quercus robur L.
Rumex acetosella L.
Stellaria graminea L.
Cerastium caespitosum Gilib.
Ranunculus repens L.
Ranunculus acer L.
Sorbus aucuparia L.
Potentilla erecta (L.) Hampe.
Trifolium repens L.
Trifolium medium L.
Rhamnus frangula L.
Chamaenerium angustifolium (L.) Scop.
Angelica silvestris L.
Ledum palustre L.
Lyonia calyculata Rchb.
Vaccinium vitis idaea L.
Vaccinium myrtillus L.
Vaccinium uliginosum L.
Calluna vulgaris (L.) Salisb.
Lysimachia vulgaris L.
Trientalis europaea L.
Veronica scutellata L.
Veronica serpyllifolia L.
Melampyrum pratense L.
Odontites rubra C. A. M.
Plantago major L.
Campanula patula L.
Gnaphalium silvaticum L.
Achillea millefolium L.
Ptarmica vulgaris DC.
Leucanthemum vulgare Lam.
Cirsium palustre Scop.
Leontodon autumnalis L.
Hieracium umbellatum L.

ЛИТЕРАТУРА

Алеев Б. С. Выделение водорослями органических веществ в окружающую среду. Тр. Инст. водоснабж. и сан. техники, 1933.

Алеев Б. С. Выделение водорослями органических веществ в окружающую среду Наблюдения над автолизом водорослей. Микробиология, III, 4, 1934.

Арнольди В. М. Введение в изучение низших организмов. 1925.
Афанасьева А. А. Микробиологические процессы в почве под многолетними травами. Агробиология, 5, 1950.
Базилевич Н. И., М. М. Голлербах, М. А. Литвинов, Л. Е. Родин и Д. М. Штейнберг. О роли биологических факторов в образовании такыров на трассе Главного Туркменского канала. Бот. журн., XXXVIII, 1, 1953.
Базилевич Н. И., Л. Е. Родин, Е. И. Рачковская, Р. А. Калашникова и Н. Е. Бекаревич. Изменение почв такыров под влиянием растений. Почвоведение, 11, 1953.
Балев П. М. К вопросу о роли зеленых водорослей и нитрифицирующих бактерий в процессах накопления органического вещества в почве. Докл. Всес. Акад. с.-х. наук им. В. И. Ленина, 8, 1949.
Березова Е. Ф. Микрофлора ризосферы льна. Рефераты работ учреждений Отд. биолог. наук Акад. Наук СССР за 1940 г., 1941.
Березова Е. Ф. Взаимоотношения растений с микрофлорой почвы. Агробиология, 5, 1950.
Благовидов Н. Л. Почвы Ленинградской области. 1946.
Болдырева Н. В. Перезимовка водных организмов во льду. Гидробиолог. журн., IX, 1—3, 1930.
Болышев Н. Н. Происхождение и эволюция почв такыров. Почвоведение, 5, 1952.
Болышев Н. Н. и Л. А. Воробьева. Почвы лиманов Западного Прикаспия. Вестн. Моск. унив., 3, 1953.
Болышев Н. Н. и Т. И. Евдокимова. О природе корочек такыров. Почвоведение, 7—8, 1944.
Болышев Н. Н. и Е. А. Манучарова. О растительности такыров. Вестн. Моск. унив., 3—4, 1946.
Болышев Н. Н. и Е. А. Манучарова. Распределение водорослей в профиле некоторых почв пустынной зоны. Вестн. Моск. унив., 8, 1947.
Болышев Н. Н. и Е. А. Манучарова. Видовой состав водорослей некоторых почв низовья р. Дона. Вестн. Моск. унив., 10, 1952.
Болышев Н. Н. и А. П. Мжельская. Происхождение красно-бурых почв такыров Западного Прикаспия. Вестн. Моск. унив., 5, 1952.
Болышев Н. Н. и С. А. Тюрденева. Сущность процесса осолодения и его роль в образовании почв Западного Прикаспия. Вестн. Моск. унив., 9, 1953.
Бриллиант В. А. О влиянии некоторых факторов на световые и темновые реакции фотосинтеза. Сов. ботаника, 3, 1947а.
Бриллиант В. А. Физиология фотосинтеза. Изв. АН СССР, сер. биолог., 3, 1947б.
Бриллиант В. А. Фотосинтез как процесс жизнедеятельности растения. 1949а.
Бриллиант В. А. Влияние предварительного затемнения на фотосинтез высших и низших водных растений. Докл. Акад. Наук СССР LXIV, 3, 1949б.
Бриллиант В. А. О влиянии некоторых факторов на световые и темновые реакции фотосинтеза водных растений. Докл. Акад. Наук СССР, LXIV, 4, 1949в.
Васильков Б. И. Опыт изучения грибов при геоботанических исследованиях. Сов. бот., 4—5, 1938.
Вернер А. Р. Биологические активаторы азотобактера. Докл. Акад. Наук СССР, IV, 1—2, 1935.
Виленский Д. Г. Почвоведение. 1950.
Виноградов А. П. и Е. А. Бойченко. Разрушение каолина диатомовыми водорослями. Докл. Акад. Наук СССР, XXXVII, 4, 1942.
Воронихин Н. Н. и Е. В. Шляпина. Водоросли. Глава в кн.: Жизнь пресных вод СССР, II, 1949.
Гаврилов К. А. Влияние состава лесонасаждений на микрофлору и фауну лесных почв. Почвоведение, 3, 1950.
Гайдуков Н. М. О бриофильных водорослях. Дневн. Всес. Съезда ботан. в Москве в янв. 1926 г., 1926.
Гельцер Ф. Ю. Значение деятельного перегноя и пути образования его в почве. Тр. Юбил. сессии Почв. инст. Акад. Наук СССР, посвящ. столетию со дня рожд. В. В. Докучаева, 1949.
Голлербах М. М. Водоросли и почва. Природа, 2, 1935а.
Голлербах М. М. Водоросли, обитающие на почве. Биология и химия в средн. школе, метод. сб., 4(8), 1935б.
Голлербах М. М. К вопросу о составе и распространении водорослей в почвах. Тр. Бот. инст. АН СССР, II, 3, 1936.
Голлербах М. М. Современное состояние вопроса о роли водорослей в почве.

Сб. научн. работ, выполн. в Ленинграде за три года Велик. Отеч. войны (1941—1943) Бот. инст. АН СССР, 1946а.
Голлербах М. М. Антибиотическое вещество из зеленой водоросли. Природа, 7, 1946б.
Голлербах М. М. Новый этап в изучении почвенных водорослей СССР. Бот. журн. 2, 1949.
Голлербах М. М. Роль водорослей в почвенных процессах. Тр. Конф. по вопр. почв. микроб. Инст. микробиолог. АН СССР, 1953.
Горюнова С. В. Культивирование водорослей в лабораторных условиях. Микробиология, XVII, 5, 1948а.
Горюнова С. В. Прижизненное выделение растительных кислот в окружающую водную среду синезеленой водорослью Oscillatoria. Докл. Акад. Наук СССР, LX, 8, 1948б.
Горюнова С. В. Прижизненное выделение летучих веществ в окружающую среду синезеленой водорослью Oscillatoria. Докл. Акад. Наук СССР, LXIV, 2, 1949.
Горюнова С. В. Химический состав и прижизненные выделения синезеленой водоросли Oscillatoria splendens Grew. 1950.
Данилов А. Н. Nostoc в симбиозе. Русск. архив. протистолог., VI, 1—4, 1927.
Данилов А. Н. К вопросу о роли пигментов в приспособлении растений к свету и теплу. Сов. бот., 2, 1934.
Данилов А. Н. Качество света как фактор, определяющий пути использования лучистой энергии в процессе фотосинтеза. Сов. бот., 4, 1935а.
Данилов А. Н. Хроматическая адаптация как частный случай приспособления растений к свету и температуре. Сов. бот., 6, 1935б.
Данилов А. Н. Зависимость фотосинтеза от водного режима в разных условиях освещения. Тр. Бот. инст. АН СССР, IV, 3, 1938.
Данилов А. Н. Задачи изучения фотосинтеза. Сов. бот., 5—6, 1940.
Диатомовый анализ (А. П. Жузе, М. М. Забелина, И. А. Киселев, В. С. Порецкий, А. И. Прошкина-Лавренко, В. С. Шешукова), 1, 2, 1949; 3, 1950.
Доктуровский В. С. Торфяные болота. 1935.
Долгов С. И. О формах и состояниях почвенной влаги. Почвоведение, 7, 1946.
Долгов С. И. Исследования подвижности почвенной влаги и ее доступности для растений. 1948.
Дорогостайская Е. В. Новые данные о влиянии шляпочных грибов на травянистую растительность. Природа, 9, 1949.
Доросинский Л. М. и Н. М. Лазарев. Роль микроорганизмов в корневом питании растений. Агробиология, 4, 1949.
Еленкин А. А. О термофильных сообществах водорослей. Изв. Бот. сада, 14, 1—2, 1914.
Еленкин А. А. Синезеленые водоросли СССР. Общая часть, 1936; Спец. часть, I, 1938; II, 1949.
Жузе А. П. Палеогеография водоемов на основе диатомового анализа. Тр. Верхневолжск. эксп. Геогр.-эколог. научно-иссл. инст. Лен. Гос. унив., 4, 1939.
Засухин Д. Н. Материалы к вопросу о микроорганизмах, обитающих в сыпучих песках Киргизских степей. Гидробиолог. журн. СССР, IX, 4—6, 1930.
Засухин Д. Н., Н. М. Кабанов и Е. С. Неизвестнова. К изучению микроскопического населения наносных песков в русле реки Оки. Русск. гидробиолог. журн., IV, 3—5, 1927.
Засухин Д. Н., Н. М. Кабанов и Е. С. Неизвестнова. О сочащихся родниках аллювиальных берегов р. Оки. Русск. гидробиолог. журн., VII, 5—7, 1928.
Зауер Л. М. О движении диатомовой водоросли Eunotia lunaris (Ehr.) Grun. в связи с вопросом о движении диатомовых вообще. Докл. Акад. Наук СССР, XXII, 6, 1950а.
Зауер Л. М. Некоторые данные о водорослях верховых болот. Бот. журн. XXXV, 6, 1950б.
Зауер Л. М. Некоторые наблюдения над Chlorochytrium paradoxum (Klebs) G. S. West и Leptosira Mediciana Borzi в условиях культуры. Бот. матер. Отд. спор. раст. Бот. инст. АН СССР, VIII, 1952.
Зауер Л. М. Новые для почв СССР Chlorophyta и Xanthophyta. Бот. матер. Отд. спор. раст. Бот. инст. АН СССР, IX, 1953.
Захаров С. Полевая почвенная опытная станция при Ростовском Государственном университете, ее структура и задачи. Почвоведение, 8, 1947.
Зернов С. А. и О. И. Шмальгаузен. О пределах жизни при отрицательных температурах. Докл. Акад. Наук СССР, XLIV, 2, 1944.
Иванов Л. А. Свет и влага в жизни наших древесных пород. Тимирязевские чтения, V, 1946.

Казаков В. Е. К вопросу о влиянии густоты травостоя многолетних трав на температуру и влажность почвы. Почвоведение, 5, 1949.
Келлер Б. А. Очерки и заметки по флоре Юга Царицынского уезда в: Н. А. Димо и Б. А. Келлер. В области полупустыни. 1907.
Келлер Б. А. Растительный мир русских степей, полупустынь и пустынь. Очерки экологические и фитосоциологические. 2. Низшие растения на зональных почвах и столбчатых солонцах полупустыни. 1926.
Келлер Б. А. Растительность засоленных почв СССР. Растительность СССР, II, 1940.
Келлер Б. А. Основы эволюции растений. 1948.
Комаров В. Л. Происхождение растений. 1933.
Корщиков А. А. Некоторые данные о распределении водорослей и жгутиковых в Луцинском болоте. В сб.: Применение методов физической химии к изучению биологии пресных вод. Тр. Звенигородск. гидрофизиолог. ст. Инст. экспер. биолог. ГИНЗ, 1928.
Костюкевич Н. И. Задержание осадков травяным и моховым покровом. Метеорология и гидрология, 5, 1948.
Красильников Н. А. О влиянии микроорганизмов на рост растений. Микробиология, IX, 4, 1940а.
Красильников Н. А. Микрофлора ризосферы и ее влияние на рост и урожай растений. Химизац. соц. земледел., 7, 1940б.
Красильников Н. А. О взаимодействии микроорганизмов почвы с растениями. Природа, 3, 1941.
Красильников Н. А. Бактериальная масса ризосферы растений. Микробиология, XIII, 4, 1944а.
Красильников Н. А. Влияние растительного покрова на микробный состав в почве. Микробиология, XIII, 5, 1944б.
Красильников Н. А. Микроорганизмы почвы и урожайность растений. Агробиология, 2, 1949.
Красильников Н. А., А. Е. Крисс и М. А. Литвинов. Влияние корневой системы на микроорганизмы почвы. Микробиология, V, 2, 1936.
Лавренко Е. М. Степи СССР. Растительность СССР, II, 1940.
Лохов В. П. Учет осадков, задерживаемых лесом, методом дождевания. Метеорология и гидрология, 6, 1938.
Матвиенко А. М. Почвенные водоросли заповедника «Лес на Ворскле». Учен. зап. Лен. Гос. унив., сер. биолог. наук, 25, 134, 1950.
Матвиенко А. М. Новый вид почвенной водоросли Bumilleriopsis terricola sp. n. Бот. матер. Отд. спор. раст. Бот. инст. АН СССР, VII, 1951.
Мейер К. И. К познанию рода Trentepohlia Mart. 1. Trentepohlia Gobii sp. n. Бюлл. Моск. общ. исп. природы, отд. биолог., XLV (5), 1936а.
Мейер К. И. К познанию рода Trentepohlia Mart. 2. Trentepohlia uncinata. (Gobi) Hansg. Бюлл. Моск. общ. исп. природы, отд. биолог, XLV (6), 1936б.
Мейер К. И. Водоросли болотных почв долины реки Яхромы. Тр. Бот. сада Моск. Гос. унив., I, 1937а.
Мейер К. И. К познанию рода Trentepohlia Mart. 3. Trentepohlia aurea (L.) Mart. Бюлл. Моск. общ. исп. природы, отд. биолог., XLVI (2), 1937б.
Мейер К. И. К познанию рода Trentepohlia Mart 4. Trentepohlia piceana sp. n. Бюлл. Москв. общ. исп. природы, отд. биолог., XLVII (1), 1938.
Мейер К. И. К познанию рода Trentepohlia Mart. 5. Trentepohlia lagenifera (Hild) Wille. Бот. журн. СССР, 2, 1945.
Мельникова В. В. О составе и распространении водорослей в некоторых почвах Вахшской и Гиссарской долин Южного Таджикистана. Автореф. канд. дисс., 1953.
Мишустин Е. Н. Учение Докучаева—Костычева—Вильямса о почве и вопрос о составе микроорганизмов в растительных формациях. Микробиология, XIX, 1, 1950.
Молчанов А. А. Расход влаги на отсасывание корневыми системами сосны в древостоях различного возраста и полноты. Докл. Акад. Наук СССР, LX, 8, 1948.
Молчанов А. А. Гидрологическая роль леса. Бюлл. Моск. Общ. исп. природы, отд. биолог., LIV, 4, 1949.
Морозов Г. Ф. Учение о лесе. Изд. 7-е, 1949.
Музафаров А. М. О значении водорослей в повышении плодородия почвы. Изв. АН Узбекск. ССР, 4, 1949.
Музафаров А. М. Значение синезеленых водорослей в фиксации азота воздуха. Тр. Инст. бот. АН Узбекск. ССР, 2, 1953.
Назарова Е. Стерилизация древесины инфракрасными лучами. Микробиология, V, 1, 1936.

Новогрудский Д. М. В. Р. Вильямс и проблема симбиотрофизма высших растений. Усп. совр. биолог., XXIX, 1, 1950.
Одинцова С. В. Образование селитры в пустыне. Докл. Акад. Наук СССР, XXXII, 8, 1941.
Полянский В. И. Хлореллин — новый антибиотик, образуемый Chlorella vulgaris Beyerinck. Сов., бот., XV, 2, 1947.
Попова Т. Г. К флоре водорослей минеральных водоемов Западной Сибири. Изв. Главн. Бот. сада, XXIX, 3—4, 1930.
Порецкий В. С. Диатомовые Барабинских соленых озер. Учен. зап. Лен. Гос. унив., сер. биолог. наук, 14, 62, 1940.
Прозоровский А. В. Полупустыни и пустыни СССР. Растительность СССР, II, 1940.
Прошкина-Лавренко А. И. Материалы к изучению микрофлоры солоноватых водоемов Купянского уезда Харьковской губернии. Журн. Русск. Бот. общ., 9, 1924.
Прошкина-Лавренко А. И. Фитопланктон степных рек левобережной Украины, I. Журн. Русск. Бот. общ., 14, 3, 1930.
Прошкина-Лавренко А. И. Интересный случай цветения озера Лиман Харьковской области. Сов. бот., 4, 1936.
Прошкина-Лавренко А. И. О диатомовых водорослях в подах в связи с вопросом о происхождении солодей. Почвоведение, 5—6, 1942.
Работнова И. Л. и И. В. Комова. Влияние степени аэрации на автотрофное и гетеротрофное питание Chlorella. Микробиология, XIX, 1, 1950.
Рихтер А. А. и К. И. Орлова. Опыт учета флоры водорослей в почвах г. Саратова. Научно-агроном. журн., V, 5—6, 1928.
Рихтер Г. Д. Роль снежного покрова в физико-географическом процессе. Тр. Инст. географ. АН СССР, XV, 1948.
Родин Л. Е. Работы Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР на трассе Главного Туркменского канала. Бот. журн., XXXVII, 6, 1952.
Родников Н В. О водном режиме подзолистых почв под лесом и лугом в связи с водоохранными свойствами леса. 1940.
Рутковский В. И. Исследования задержания осадков травяным и моховым покровом. Метеорология и гидрология, 11, 1936.
Рыбалкина А. В. Сессия Ученого совета Почвенного института Академии Наук СССР, посвященная вопросам изучения биологии почв. Почвоведение, 7, 1945.
Рэссель Э. Д. Почвенные условия и рост растений. 1933.
Сапожников Д. И. Механизм фотосинтеза. Сов. бот., 5—6, 1940.
Сахаров М. И. Влияние ветра на освещенность в лесу. Докл. Акад. Наук СССР, LXVII, 5, 1949.
Свешников Б. Я. Новые экспериментальные данные о механизме фотосинтеза. Природа, 4, 1944.
Сидорин М. И. О фотохимической активности солнечных лучей, отраженных и прошедших через зеленые листья растений. Бот. журн., XXXIII, 1, 1948.
Сукачев В. Н. Главнейшие понятия из учения о растительном покрове. Растительность СССР, I, 1938.
Сукачев В. Н. Проблема борьбы за существование в биоценологии. Вестн. Лен. Гос. унив., 2, 1946.
Сукачев В. Н. Основы теории биогеоценологии. Юбил. сб., посвящ. 30-летию Велик. Окт. соц. революции, Акад. Наук СССР, 2, 1947.
Сукачев В. Н. О соотношении понятий географический ландшафт и биогеоценоз. Вопр. географ., 16, 1949.
Сукачев В. Н. О некоторых основных вопросах фитоценологии. Пробл. ботаники, I, 1950.
Сухоруков К., Е. Клинг и Д. Клячко. Об образовании и распространении биоса. Докл. Акад. Наук. СССР, I, 7—8, 1935.
Успенская В. И. Физиология питания и развития таллома Stigeoclonium tenue Klebs. Микробиология, V, 1, 1936а.
Успенская В. И. Влияние силы света и концентрации нитратов на развитие таллома и образование зооспор и гамет Stigeoclonium tenue Klebs. Микробиология, V, 3, 1936б.
Успенский Е. Е. Железо как фактор распределения водорослей. Тр. Бот. инст. Ассоциации научно-иссл. инст. при физ.-мат. фак. I МГУ, 1925.
Фрицман Э. Х. Новый взгляд на природу воды. Природа, 2, 1936.
Хахина А. Г. О микрофлоре рисовых полей окрестностей г. Никольска-Уссурийского. Тр. по прикл. бот., генет. и селекц., XXVII, 4, 1931.
Цешинская Н. И. Группировки водорослей. Глава в: Н. В. Кордэ, Д. А. Ласточкин,

М. А. Охотина и Н. И. Цешинская. Прибрежные сообщества Валдайского озера. Зап. Гос. Гидролог. инст., I, 1926.

Цинзерлинг. Ю. Д. Материалы к вопросу связи грибов с различными растительными сообществами. Защ. раст. от вредит., II, 3, 1925.

Цымбалюк В. А. Восстановительные свойства водорослей дна Днепровского водохранилища. Вестн. Научно-иссл. инст. гидробиолог. Днепропетровск. Гос. унив., 8, 1948.

Частухин В. Я. и М. А. Николаевская. Биология почв. I. Исследования по распаду растительных остатков в хвойных лесах. 1948.

Шенников А. П. Методика маршрутных геоботанических исследований лугов. Тр. Совещ. геоботаников-луговедов 17—22 марта 1927 года при Гос. Луговом инст., 1927.

Шенников А. П. Луговая растительность СССР. Растительность СССР, I, 1938.

Шенников А. П. О фитоценологических исследованиях шляпочных грибов. Сов. ботаника, 2, 1943.

Шенников А. П. Успехи советской геоботаники. Вестн. Лен. Гос. унив., 9, 1948.

Штина Э. А. Состав и распределение почвенных водорослей в почвах Кировской области. Тр. Кировск. сельскохоз. инст., VIII, 1 (20), 1952.

Штина Э. А. К вопросу о динамике почвенной микрофлоры в травопольных севооборотах. Тр. Кировск. сельскохоз. инст., IX, 1 (21), 1953.

Штина Э. А. и Н. Н. Болышев. Видовой состав и распределение водорослей в профиле некоторых почв дерново-подзолистой зоны. Вестн. Моск. унив., 12, 1951.

Шутов. Д. А. Ассимиляция водных растений и активная реакция среды. Учен. зап. Саратовск. Гос. унив., V, 1926.

Эмме А. М. Температура и жизнь. Наука и жизнь, 9, 1947.

Allisson F. E. a. H. J. Morris. Nitrogen fixation by blue-green algae. Science, 21, 1930.

Allisson F. E., K. S. Love, L. A. Pinck a. V. L. Gaddy. Gaseous losses of nitrogen from green plants. I. Studies with Chlorella and Lemna. Plant Physiol., 23, 4, 1948.

Baatz J. Über das Verhalten von Bodenalgen im kurzwelligen Infrarot. Arch. f. Mikrob., 10, 4, 1939.

Becquerel P. La vie latente de quelques Algues et Animaux inferieurs aux basses temperatures et la conservation de la vie dans l'univers. Compt. rend. l'Acad. Sci., 202, 1936.

Becquerel P. Reviviscence et longevite de certaines Algues en vie latente dans les terres dessechees des plantes des vieux herbiers. Compt. rend. l'Acad. Sci., 214, 1942.

Beger H. Beiträge zur Ökologie und Soziologie der luftlebigen (atmophytischen) Kieselalgen. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., XLV, 6, 1927.

Beger H. Atmophytische Moosdiatomeen in den Alpen. Beiblatt № 15 zur Vierteljahresschrift der Naturforsch. Ges. in Zürich, LXXIII, 1928.

Booth W. E. Algae as pioneers in plant succesion and their importance in erosion control. Ecology, 22, 1941.

Bristol B. M. On a malay form of Chlorococcum humicola (Naeg.) Rabh. Journ. Linn. Soc., 44, 1919a.

Bristol B. M. On the retention of vitality by algae from old stored soils. New Phytol., 18, 3—4, 1919b.

Bristol B. M. On the Alga-Flora of some desiccated English soils: an important factor in soil biology. Ann. of Bot., XXXIV, 1920a.

Bristol B. M. A review of the genus Chlorochytrium Cohn. Journ. Linn. Soc. Bot., XLV, 1920b.

Bristol-Roach B. M. On the relation of certain soil algae to some soluble carbon compounds. Ann. of Bot., XL, 1926.

Bristol-Roach B. M. On the algae of some normal English soils. Journ. of Agric. Sc., 17, 4, 1927a.

Bristol-Roach B. M. On the carbon nutrition of some algae isolated from soil. Ann. of Bot., XLI, 1927b.

Bristol-Roach B. M. On the influence of light and of glucose on the growth of a soil alga. Ann. of Bot., LXII, 1928.

Brunnthaler J. Protococcales in: Pascher's Süsswasserflora Deutsch., Öster. und der Schweiz, 5, 1915.

Burris R., F. Eppling, H. Wahlin, P. Wilson. Detection of nigtrogen fixation with isotopic nitrogen. Journ. Biol. Chem., 148, 2, 1943.

Cedergreen G. Aerofila alger. Bot. Notis., I, 1939.

Chapman V. J. An introduction to the study of algae. 1941.

Charpentier P. G. Alimentation azotee d'une algue le Cystococcus humicola. Ann. Inst. Past., 17, 5, 1903a.
Charpentier P. G. Recherches sur la physiologie d'une algue verte. Ann. Inst. Past., 17, 6, 1903b.
Chodat R. Étude critique et experimentale sur le Polymorphisme des Algues. 1909.
Chodat R. Monographies d'algues en-culture pure. Mat. pour la Flore crypt. Suisse, IV, 2, 1913.
Cleve P. T. Synopsis of the naviculoid diatoms. I, 1894; II, 1895.
Dangeard P. A. Observation sur une algue cultivee á l'obscurite depuis huit ans. Compt. rend. l'Acad. Sci., 172, 1921.
De P. K. The role of blue-green algae in nitrogen fixation in rice-fields. Proc. Roy. Soc., Ser. B, 127, 1939.
Drewes K. Über die Assimilation des Luftstickstoffs durch Blaualgen. Centralbl. f. Bakt., II, 76, 1928.
Duvigneaud P. et I. I. Symoens. Sur la strate algale des formations herbeuses du sud du Congo belge. Compt. rend. l'Acad. Sci. 230, 7, 1950.
Edlich F. Einwirkung von Temperatur und Wasser auf aerophile Algen. Arch. f. Mikrob., 7, 1, 1936.
Esmarch F. Beitrag zur Cyanophyceenflora unserer Kolonien. Jahrb. d. Hamb. wiss. Anst., 28, 3, 1911.
Esmarch F. Untersuchungen über die Verbreitung der Cyanóphyceen auf und in verschiedenen Böden. Hedwigia, 55, 4—5, 1914.
Feher D. Untersuchungen über die regionale Verbreitung der Bodenalgen Arch. f. Microb., 7, 4, 1936.
Feher D. u. M. Frank. Untersuchungen über die Lichtökologie der Bodenalgen. I. Arch. f. Microb., 7, 1, 1936.
Feher D. u M. Frank. Untersuchungen über die Lichtökologie der Bodenalgen. II. Mitteilung: Der unmittelbare Beweis des autotrophen Algenwachstums beim Abschluss des sichtbaren Anteils der strahlenden Energie. Arch. f. Mikrob., 10, 2, 1939.
Feher D. u. M. Frank. Ergänzende Bemerkungen zu unseren Arbeiten über die Lichtökologie der Bodenalgen. Arch. f. Microb., 11, 1940.
Fenton E. W. Algae studies from Boghall Glen. IV (Soil algae). Scot. Nat., 1938.
Fenton E. W. The algal vegetation of certain Boghall Farm soils. Trans. and Proc. Bot. Soc. Edinburgh, 33, 4, 1943.
Fletcher J. a. W. P. Martin. Some effects of algae and molds in the raincrust of desert soils. Ecology, 29, 1948.
Fogg G. E. Nitrogen fixation by blue-green algae. Endeavour, 6, 1947.
Francé R. H. Das Edaphon. Untersuchungen zur Ökologie der Bodenbewohnenden Mikroorgnismen. 1921.
Fritsch F. E. The moisture relations of terrestrial algae. Ann. of. Bot., 36, 1922a.
Fritsch F. E. The terrestrial algae. Journ. of Ecology, 10, 1922b.
Fritsch F. E. The structure and reproduction of the algae, I, 1935.
Fritsch F. E. The role of the terrestrial alga in nature. Essays in Geobot. in honor of W. A. Setchell. Univ. of Calif., 1936.
Fritsch F. E. a R. P. John. An ecological and taxonomic study of the algae of Britisch soils. II. Consideration of the species observed. Ann. of Bot., VI, 23, 1942.
Gerloff J. Beiträge zur Kenntnis der Variabilität und Systematik der Gattung Chlamydomonas. Arch. f. Protistenk., 94, 3, 1940.
Gerneck R. Zur Kenntnis der niederen Chlorophyceen, Beih. z. bot. Centralbl., 21, Abt. II, 1907.
Gistl R. Zur Kenntnis der Erdalgen. Arch. f. Microb., 3, 5, 1932.
Gistl R. Erdalgen und Düngung. Erdalgen und Anionen. Arch. f. Microb., 4, 3, 1933.
Hansgirg A. Über neue Süsswasser- und Meeres-Algen und Bacterien. Sitzungsber. d. Königl. Bohm. Ges. d. Wissensch., I, 1890.
Heering W. Ulothrichales in: Pascher's Süsswasserflora Deutsch., Öster. und der Schweiz, 6, 1914.
Hustedt F. Bacillariophyta (Diatomeae) in: Pascher's Süsswasserflora Deutsch., Öster. und der Schweiz, 10, 1930.
Hustedt F. Die Kieselalgen in: Rabenhorst's Kryptogamen-Flora von Deutsch., Öster. und der Schweiz, VII, Teil 2, Lief. 2, 1932; Lief. 3, 1933.
Hustedt F. Die Diatomeenflora von Poggenpohls Moor bei Dötlingen in: Oldenburg. Abh. und Vortz. der Bremer Wissensch. Ges., 8/9, 1934.
Hustedt F. Systematische und ökologische Untersuchungen über die Diatomeen-Flora von Java, Bali und Sumatra. Arch. Hydrobiol., XV, XVI, Trop. Binnengewässer., 1937—1939.
Jaag O. Coccomyxa Schmidle, Monographie einer Algengattung. Beitr. z. Kryptogamenflora d. Schweiz, VIII, I, 1933.

James E. J. An investigation of the algal growth in some naturally occuring soils. Beih. z. Bot. Centralbl., 53, Abt. A, 1935.
John R. P. An ecological and taxonomic Study of the algae of British soils. I. The distribution of the surface-growing algae. Ann. of Bot., VI, 22, 1942.
Katznelson H. The «Rhizosphere effect» of mangels on certain groups of soil microorganisms. Soil Sci., 62, 5, 1946.
Klosa J. Ein neues Antibiotikum aus Grünalgen. Zeitschr. f. Naturforsch. 4b., 3, 1949.
Kolbe R. W. Grundlinien einer allgemeinen Ökologie der Diatomeen. Ergebn. d. Biol., 8, 1932.
Krasske G. Beiträge zur Kenntnis der Diatomeenflora Sachsens. Bot. Arch., 27, 1929.
Krasske G. Beiträge zur Kenntnis der Diatomeenflora der Alpen. Hedwigia, 72, 1932.
Krieger W. Die Desmidiaceen Europas mit Berücksichtigung der aussereuropäischen Arten in: Rabenhorst's Kryptogamen-Flora von Deutsch., Österr. und der Schweiz, XIII, 1933—1939.
Lagerstedt. N. G. W. Sötvattens Diatomaceer fran Spetsbergen och Beeren Eiland. Bih. t. Kongl. Svenska Vet.-Akad. Handl., I, 14, 1873.
Lemmermann E. Tetrasporales in: Pascher's Süsswasserflora Deutsch., Österr. und der Schweiz, 5, 1915.
Lipman C. B. The successful revival of Nostoc commune from a Herbarium specium eighty-seven years old. Bull. Torr. Bot. Club, 68, 9, 1941.
Lund J. W. G. Observations on soil algae. I. The ecology, size and taxonomy of British soil diatoms. Part I, New Phytol., 44, 2, 1945; part II, 45, 1, 1946.
Lund J. W. G. Observation on soil algae. II. Notes on groups other than diatoms. New Phytol., 46, 1, 1947a.
Lund J. W. G. Observations on soil algae. III. Species of Chlamydomonas Ehr. in relation on to variability within the genus. New Phytol., 46, 2, 1947b.
Moore G. T. a. N. Carter. Further studies on the subterranean algal flora of the Missouri Botan. Garden. Ann. Miss. Bot. Gard., 13, 1926.
Moore G. T. a. J. L. Karrer. Subterranean algal flora. Ann. Miss. Bot. Gard., 6, 1919.
Nägeli C. Gattungen einzelliger Algen. 1849.
Pascher A. Einzellige Chlorophyceengattungen unsicher Stellung in Süsswasserflora Deutsch., Österr. und der Schweiz, 5, 1915.
Pascher A. Heterokontae in Süsswasserflora Deutsch., Österr. und der Schweiz, 11, 1925.
Pascher A. Volvocales in: Süsswasserflora Deutsch., Österr. und der Schweiz, 4, 1927.
Pascher A. Heterokonten in: Rabenhorst's Kryptogamen-Flora von Deutsch., Österr. und der Schweiz, XI, 1937—1939.
Petersen J. Boye. Studier over danske aërophile alger. Danske Vidensk. Selsk. Skrift., 7, Raekke, XII, 7, 1915.
Petersen J. Boye. The aerial algae of Iceland. Afd. Bot. of Iceland. II, 8, 1928a.
Petersen J. Boye. Algenfloraen i nogle Jordprover fra Island. Dansk. Bot. Arkiv, 5, 9, 1928b.
Petersen J. Boye. The algal vegetation of Hammer Bakker. Bot. Tidsskr., 42, 1, 1932a.
Petersen J. Boye. Einige neue Erdalgen. Arch. f. Protistenk., 76, 2, 1932b.
Petersen J. Boye. Über das Wachstum von Erdalgen. Planta-Archiv f. wissenschaft. Botanik, 17, 1, 1932c.
Petersen J. Boye. Studies on the biology and taxonomy of soil algae. Dansk. Bot. Arkiv, 8, 9, 1935.
Petersen J. Boye. Algae collected by Eric Hulten on the Swedisch Kamtchatka Expedition 1920—22, especially from hot springs. Det. Kgl. Danske Videnskab. Selsk., Biol. Meddel., XX, 1, 1946.
Petit M. P. La desiccation fait-elle perir les Diatomees? Bull. d. l. soc. bot. d. France, XXIV, 1877.
Phillipson J. Some algae of Victorian soils, Proc. Roy. Soc. Vict., 47, 1935.
Printz H. Chlorophyceen, in Engler-Prantl «Die natürlichen Pflanzenfamilien», 3, 1927.
Rippel A. Mikrobiologie des Bodens in: Fortschr. d. Bot., VI, 1937.
Robbins W. W. Algae in some Colorado soils. Agric. Exp. Stat Color. Agric. Coll., 184, 1912.
Schlenker G. Die Wuchsstoffe der Pflanzen. 1937.
Schmid G. Zur Ökologie der Luftalgen. Ber. Deutsch. Bot. Ges., 45, 1927.
Schmidle W. Über drei Algengenera. Ber. Deutsch. Bot. Ges., XIX, 1901.
Schmidt A. Atlas der Diatomaceen-Kunde. Taf. 1—416, 1874—1937.

Singh H. D. A contribution to our knowledge of the algal flora of Lahore soils. Journ. of the Ind. bot. Soc., 12, 102, 1933.
Singh R. N. An investigation into the algal-flora of paddy field soils of the united provinces, I. Indian Jour. Agric. Soc., 9, 1, 1939.
Steinecke F. Die Algen des Zehlaubruches in systematischer und biologischer Hinsicht. Schrift. d. physik.-ökon. Ges. in Königsberg, 56, 1916.
Steinecke F. Die Algen des Pakledimmer Hochmoors. Bot. Arch., 1, 5, 1922.
Tereg, E. Einige neue Grünalgen. Beih. z. bot. Centralbl., 39, Abt. II, 1923.
Van-Heurck H. D. Synopsis des Diatomees de Belgique. Atlas. 1880—1881.
Vischer W. Über einige kritische Gattungen und die Systematik der Chaetophorales. Beih. z. Bot. Centralbl., 51, 1, 1933.
Vischer W. Über Heterokonten und Heterokontenähnliche Grünalgen. Ber. d. Schweiz. Bot. Ges., 45, 1936.
West W. a. G. S. A monograph of the british Desmidiaceae. I, 1904.

ТРУДЫ БОТАНИЧЕСКОГО ИНСТИТУТА ИМ. В. Л. КОМАРОВА
АКАДЕМИИ НАУК СССР

СЕРИЯ II, ВЫП. 10, 1956

М. А. ЛИТВИНОВ, С. Я. АВЕРБУХ и Н. Н. БАРКОВСКАЯ

ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНЫЕ ИЗЫСКАНИЯ ЭФФЕКТИВНЫХ ФУНГИЦИДНЫХ ХИМИЧЕСКИХ СМЕСЕЙ, ПРИГОДНЫХ ДЛЯ ПРОПИТКИ ТЕХНИЧЕСКИХ ПРОБКОВЫХ ПРОКЛАДОК

На Ленинградском электротехническом заводе Министерства путей сообщения при изготовлении реле автоблокировки широко используются особые технические пробковые прокладки.[1] Эти пробковые прокладки представляют собой запрессованную мелко измельченную пробку в казеиновом клее. Казеиновый клей плотно связывает пробковую массу и придает ей известную механическую прочность. При изготовлении реле необходимо избегать непосредственного соприкосновения стекла с металлической частью прибора. С целью уменьшения зазоров, образующихся между стеклом и цоколем, на последний надевается пробковая прокладка. Прокладка значительно уменьшает размер зазора и тем самым затрудняет прохождение внутрь прибора воздуха, загрязненного механическими примесями и водяными парами, и создает амортизацию.

Реле автоблокировки на железнодорожных путях призвано работать в самых различных условиях: повышенной влажности воздуха, промышленных газов, резких температурных колебаний и т. д.

Пробковые прокладки, используемые в приборе реле, будучи пропитаны казеиновым клеем, составляют благоприятную среду для развития плесеней. В условиях повышенной влажности воздуха пробковые прокладки несколько увлажняются и при определенной температуре воздуха (обычно от 15 до 25° и выше) быстро зарастают плесневыми грибами. Под влиянием грибов пробковые прокладки разрушаются, и в них образуются значительные щели, через которые в реле проходит воздух вместе с пылью.

С целью предупреждения развития плесеней на пробковых прокладках последние пропитывались смесями, состоящими из различных химических компонентов: β-нафтола, нафталина, салициловой кислоты, скипидара, этилового спирта и парафина. Смеси изготовлялись по определенным рецептам. Перечисленные выше химические вещества в различных соотношениях входили в состав смесей. Бо́льшая часть из испытанных смесей не содержала β-нафтола.

На табл. 1 представлены различные рецепты смесей, использованных для пропитки пробковых технических прокладок с целью предупреждения развития на них плесневых грибов. Смеси перед употреблением

[1] Реле автоблокировки используются на многих железнодорожных магистралях Советского Союза.

Таблица 1

Состав фунгицидных смесей (в %)

Химические вещества	Номера рецептов смесей													
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
	Экспозиция пропитки													
			10 сек.	2 мин.	10 сек.	2 мин.	10 сек.	2 мин.	10 сек.					30 сек.
Салициловая кислота	5	10	10	10	15	15	15	15	10	10	20	15	20	5
Скипидар	30	60	40	40	35	35	45	45	60	60	30	35	30	35
β-нафтол	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	10
Нафталин	15	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Парафин	50	30	50	50	50	50	40	40	30	30	50	50	50	50
Этиловый спирт[1]	—	—	10	10	40	40	—	—	50	?	30	20	1	1

подогревались до температуры 60—70°, пока не наступало их расплавление. В эти расплавленные смеси погружались пробковые прокладки на срок от 10—20 секунд до 1 минуты в зависимости от условий опыта. Пробковые прокладки после пропитки тщательно просушивались и затем подвергались искусственному заражению тремя видами микроскопических плесеней: *Aspergillus repens*, *A. herbariorum* и *Mucor* sp. Заражение производилось в лабораторных условиях. Различные образцы пробковых прокладок разрезались на небольшие кусочки размером 0.5×2.0 см. На поверхность этих кусочков наносились 1—2 крупные капли стерильной воды, в которые затем из свежих плесневых культур платиновой петлей вносились небольшие кучки конидиальных спор. Зараженные плесенями пробковые кусочки помещались в чашки Петри, где были созданы условия влажной камеры. Чашки Петри вместе с находящимися в них зараженными прокладками содержались в условиях комнатной температуры (17—19°) в течение 45 суток. Внутри чашек Петри постоянно поддерживалось значительное насыщение воздуха влагой. В течение всего указанного срока велись наблюдения с фиксацией времени начала, скорости и, наконец, степени развития плесеней на пробковых прокладках. Опыты были проведены со всеми 14 образцами пробковых прокладок, пропитанных различными смесями. В качестве контроля была использована пробковая прокладка, не подвергавшаяся пропитке. Каждый образец прокладки был разделен на 3 отдельных кусочка, которые искусственно заражались определенным видом плесневого гриба.

На табл. 2 приведены данные экспериментального заражения грибами пробковых прокладок, пропитанных различными фунгистатическими химическими веществами. Наличие β-нафтола в смесях, используемых для пропиток технических пробковых прокладок, полностью предупреждает развитие на них всех трех видов плесеней. Обычно смеси, содержащие β-нафтол, постоянно используются в производственной пропитке пробковых прокладок. Однако снабжение завода β-нафтолом по ряду причин осуществляется нерегулярно. Замена β-нафтола другими фунгицидными

[1] Спирт добавляется к смесям постепенно по мере его испарения и появления кристаллизации салициловой кислоты.

веществами, которые были бы недефицитными и дешевыми препаратами, весьма желательна и имеет большое практическое значение. Как показывают результаты исследований, пробковые прокладки, пропитанные химическими смесями №№ 5, 6, 9, 11, 12 и 13, также не прорастали плесенями. Наблюдение за этими прокладками, искусственно зараженными плесенями, велось в течение 45—50 дней. За указанный срок на поверхности пробковых прокладок не наблюдалось сколько-нибудь заметного развития плесеней. Пробковые прокладки, пропитанные смесями №№ 1, 2, 3, 4, 7, 8 и 10, в той или иной степени проросли грибами. На контрольных, непропитанных пробковых прокладках наблюдалось обильное развитие плесеней. Смеси, не содержавшие β-нафтола, но показавшие значительную устойчивость к заражению плесенями, отличались от остальных испытанных нами смесей главным образом наличием в них повышенного количества салициловой кислоты, хорошо растворенной в этиловом спирте. Добавление к пропиточным смесям салициловой кислоты без растворения ее в этиловом спирте, как это имело место в рецептах №№ 2, 7 и 8, не привело к предупреждению развития плесеней на пробковых прокладках, пропитанных этими смесями. Лучшими антигрибными смесями оказались те, к которым постоянно добавляется этиловый спирт, по мере его испарения и появления в смесях первых признаков кристаллизации салициловой кислоты. Необходимо постоянно наблюдать за тем, чтобы находящаяся в смеси салициловая кислота была в растворенном состоянии в течение всего времени пропитки пробковых прокладок, так как она быстро кристаллизуется и выпадает из смеси при недостаточном количестве этилового спирта. Все испытанные нами смеси, содержавшие в недостаточном количестве раствор салициловой кислоты в спирте, не предупреждали развития плесеней на пробковых прокладках. Смеси же, имевшие достаточное количество салициловой кислоты, по своим антигрибным свойствам не уступали смесям, содержавшим в своем составе β-нафтол. Однако необходимо обращать особое внимание на количество этилового спирта в пропиточных смесях. В случае, если спирта будет недостаточно для полного растворения салициловой кислоты, то такая смесь при испытании не защитит пробковые прокладки от зарастания плесенями, как, например, это имело место со смесью № 10, которую изготовляли на заводе в цехе, где не было дано достаточного количества этилового спирта. Салициловая кислота по своим фунгицидным

Таблица 2

Степень развития плесеней на технических пробковых прокладках, пропитанных различными смесями

Номера смесей, употребленных для пропитки пробковых прокладок	*Aspergillus repens*	*Aspergillus herbariorum*	*Mucor* sp.
1	+++	+++	++
2	+++	+++	+++
3	++	—	++
4	++	—	—
5	—	—	—
6	—	—	—
7	++	++	++
8	+++	++	+++
9	—	—	—
10	+++	+++	+++
11	—	—	—
12	—	—	—
13	—	—	—
14	—	—	—
Контроль (непропитанная прокладка)	+++	+++	+++

Примечание. +++ хорошее разрастание гриба на прокладках; ++ среднее разрастание гриба на прокладках; + слабое разрастание гриба на прокладках; — отсутствие роста гриба.

свойствам, как показали наши исследования, может вполне заменить β-нафтол. Наилучшей смесью (не содержащей β-нафтол), полностью предупреждающей развитие плесеней на технических, пробковых прокладках, оказалась смесь, состоящая из 15—20% салициловой кислоты, 30—35% скипидара и 50% парафина. Этиловый спирт добавляется к указанной смеси в количестве, необходимом для полного растворения салициловой кислоты, в течение всего процесса пропитки пробковых прокладок.

Данные, полученные нашей лабораторией, в настоящее время, полностью подтвердились при широком применении пробковых прокладок на производстве.

Настоящая работа выполнена в порядке творческого содружества Отдела споровых растений Ботанического института им. В. Л. Комарова Академии Наук СССР и заводской лаборатории Ленинградского электротехнического завода Министерства путей сообщения.

ТРУДЫ БОТАНИЧЕСКОГО ИНСТИТУТА ИМ. В. Л. КОМАРОВА АКАДЕМИИ НАУК СССР

СЕРИЯ II, ВЫП. 10, 1956

П. Н. ГОЛОВИН

ОЧЕРК ГРИБНОЙ ФЛОРЫ КАРА-КУМОВ

Мы достаточно обоснованно принимаем положение, что распространение растений на определенной территории, в том числе и таких, как грибы, определяется их отношением к современным условиям обитания. Однако этого мало для подробного анализа и правильного понимания закономерностей распространения грибных форм. К этим знаниям надо добавить и наши сведения о климатических, почвенных, нередко орографических и других условиях, существовавших в более ранние периоды на тех же территориях, которые безусловно отразились на формировании того, что существует в настоящее время, при уже изменившихся условиях обитания.

Изменения в видовом составе растений являются неизбежным следствием изменений даже отдельных условий местообитания и тем более совокупности их и сопровождаются постоянно, с одной стороны, вымиранием отдельных видов, не приспособленных к новым условиям, возникновением новых видов, имеющих признаки наилучшей приспособленности к условиям местообитания и, с другой — захождением новых миграционных элементов с других территорий, в той или иной степени удаленных.

Таким образом, наши суждения о состоянии и об изменениях во флоре грибов могут быть и должны быть основаны прежде всего на знании флоры, существовавшей в обстановке, предшествующей современным условиям. Кроме того, особенно важным является и получение достаточно обоснованных материалов для суждения о тех направлениях, в которых эти изменения как качественного, так и количественного характера могут происходить в связи с экологическими изменениями на изучаемых территориях.

Из этих соображений в основу наших исследований мы положили, с одной стороны, изучение современной грибной флоры на территориях пустынь и, с другой — изучение микофлоры и болезней растений в относительно молодых по происхождению оазисах, непосредственно прилегающих к территориям пустынь.

Оба эти направления в исследованиях, взаимно дополняющие и коррелирующие друг друга, одинаково важны для получения достоверных выводов по вопросам, которые перед нами были поставлены.

При решении основной задачи мы совершенно обязательно столкнемся, и это надо предвидеть заранее, в самом начале работ, с необходимостью решать ряд вопросов дополнительного характера, но вместе с тем вопросов весьма сложных, требующих в свою очередь накопления фактического материала, его обсуждений, освоения специальной и смежной литературы и вместе с тем в ряде случаев очень трудных построений.

К таким вопросам можно отнести следующие: происхождение и формирование микологической флоры пустынь, географическая характеристика микофлоры пустынь, значение горной микофлоры в формировании флоры пустынь, происхождение естественной флоры высших растений и грибной флоры оазисов, элементы пустынного и горного типов в этой микофлоре и их соотношения, происхождение болезней культурных растений, в частности связи этих болезней с болезнями местных — аборигенных диких растений, а также ряд других вопросов.

Здесь, может быть, к месту отметить еще одно важное обстятельство: такая постановка работ дает более широкий материал, чем этого требует задача. На основании окончательных обсуждений, видимо, возможно дать практически важные выводы, касающиеся происхождения многих болезней культурных растений в Средней Азии. Это несомненно скажется в ближайшем будущем на построении системы мероприятий по борьбе с этими заболеваниями и в старых культурных оазисах.

СБОРЫ МАТЕРИАЛОВ

В качестве исходных для обсуждения материалов нам нужны были прежде всего сведения о составе микофлоры тех районов, которые нас непосредственно интересовали. Этими интересующими нас районами являлись Кара-Кумские пески, по возможности во всем их разнообразии, и, кроме того, прилегающие непосредственно к Кара-Кумским пескам оазисные территории, еще совсем недавно отвоеванные у пустынь, или, наоборот, окраины оазисов, на которые ведет интенсивное наступление пустыня. Нас интересовали одновременно и территории существовавших в далеком прошлом оазисов, которые в свое время орошались, — это Мессарианское плато и прилегающие к нему районы на юго-западе Туркменистана и северо-восточная часть Узбекистана и Кара-Калпакии.

С этой целью были предприняты обследования в ряде типичных для определенной территории пунктов вдоль линии железной дороги Чарджоу—Ашхабад. По этому маршруту в одних пунктах было осуществлено углубление в Кара-Кумы (Чарджоу—Денау, Репетек), в других пунктах, наоборот, обследования проведены по окраинам пустынь с углублением в оазисы (Чарджоу, Теджен и др.).

Второй маршрут, осуществленный в течение июля, охватывал в основном Мессарианское плато и частично пустынные районы вдоль железнодорожной линии Ашхабад—Казанджик. В этот же маршрут включены были субтропические районы юго-западного Туркменистана и западные отроги Копет-Дага (Кзыл-Атрек, Кара-Кала и др.), где обращалось внимание при сборах как на общую микофлору, так и на болезни культурных растений, а также на заболевания диких плодовых деревьев, кустарников и т. д.

Третий — осенний — маршрут осуществлен вдоль железной дороги Чарджоу—Казанджик, с захождением в пустыню и в прилегающие к дороге оазисы.

Маршрутные поездки и сборы материалов были осуществлены аспирантом Б. Калымбетовым.

Одновремено мы использовали и материалы прежних лет, поскольку микологическому изучению Кара-Кумов, оазисов Туркменистана и горных районов Копет-Дага и Кзыл-Кумов, а также и прилегающих к ним районов в свое время уделялось известное внимание. В картотеке и гербарии грибов Средней Азии известен значительный видовой состав грибов

из этих районов, в общей сложности около 200 видов. Одновременно мы используем и литературные сведения по микофлоре этих районов (Борщов, 1865; Естифеев, 1927; Петров, 1935; Головин, 1941, 1944, 1947, 1950).

ОБЩИЙ ОБЗОР МИКОФЛОРЫ

В предлагаемом обзоре мы пытаемся набросать только общие контуры картины и общие закономерности в распределении микофлоры, которые нам удалось подметить при просмотре и обработке материалов.

Мы освещаем основные группы грибов, типичных для обследованных районов, подчеркивая, где это нужно и возможно сделать, характерные типы для тех или иных экологических разностей и намечаем связи между микофлорой типичных пустынь и культурных оазисов или горных районов Копет-Дага.

Интересным представлялось бы дать географический анализ изучаемой нами микофлоры и проследить историю ее формирования на тех или иных территориях, что обеспечило бы богатый материал для суждения о тех направлениях в изменениях, которые протекали в течение длительного времени формирования пустынной флоры. Это позволило бы нам судить и о тех направлениях смены микофлоры, которые возможны в будущем, при переделке пустынь человеком в культурные оазисы.

Однако для такого анализа у нас пока мало данных по составу микофлоры. Кроме того, оформление столь сложной работы потребует глубокого и разностороннего изучения литературы.

Низшие грибы (архимицеты и фикомицеты)

В условиях пустынь низшие грибы мало разнообразны в видовом составе и относительно бедны количественно. Однако было бы неправильно говорить о том, что низшие грибы, требующие для своего развития высокой влажности, в пустынях отсутствуют.

Наши среднеазиатские южные пустыни характеризуются наличием большого количества влаги в весенний период. В это время здесь часты и обильны дожди при достаточном тепле, что позволяет в очень короткий срок развиться значительному растительному покрову. Весной наши пустыни с достаточным основанием отождествляют с лугами.

Пробуждение пустынных растений после зимнего покоя и процесс развития их совершается быстрыми темпами, бурно, и завершается во многих случаях к концу весны. Уже через короткий промежуток времени, после прекращения дождей, пустыни резко меняют свой внешний облик. Эфемеры заканчивают цикл развития, обсеменяются и отмирают. Эфемероиды уходят в покой при отмирании надземных частей и т. д. На лето сохраняется вегетирующим очень небольшой видовой состав растений.

Не удивительно в связи с этим, что в пустынях весной очень обычны многие представители пероноспоровых грибов, преимущественно виды *Peronospora* и особенно *Cystopus*, развивающиеся исключительно на эфемерах и эфемероидах и вместе с ними заканчивающие свой цикл развития. Помимо *Peronosporales* в это же время можно изредка обнаружить и некоторые *Myxochytridiales* (в основном виды *Synchytrium*).

Нужно отметить известное своеобразие видового состава *Peronosporales* в пустынях, свидетельствующее о том, что эти формы нельзя считать случайными для пустынь. Наоборот, мы обоснованно полагаем, что здесь имеет место процесс формо- и видообразования этих, казалось бы, не свойственных пустыням грибов, приспособленных к влажному и умеренному

климату. Из числа *Peronosporales* здесь описаны новые виды *Peronospora* и новые формы *Cystopus candidus* и *Cystopus tragopogonis* (Головин, 1950).

Относительно небольшой и мало разнообразный видовой состав этих грибов с большим успехом можно объяснить также небольшим составом и слабым разнообразием высших растений как питающего субстрата, чем неблагоприятными климатическими особенностями, хотя последний момент, естественно, и определяет состав высших растений на этих территориях.

Из числа сапрофитных форм, использующих в качестве источников питания гниющие растительные остатки, в местных почвах в это время обильны мукоровые, которые здесь и разнообразны, и отчасти своеобразны. Из них были обнаружены виды *Thamnidium* и особенно *Cunnighamella*, характерные для почв субтропиков. Некоторые из этих видов оказались новыми и эндемичными.

Анализ материалов показывает, что низшие грибы тесно связаны в своем происхождении в пустынях с микофлорой горных районов, в частности Копет-Дага. Эти связи очень четко выявляются в пустынных районах, непосредственно прилегающих к Копет-Дагу. С другой стороны, можно с уверенностью говорить о том, что во многих случаях на пустынных территориях, удаленных от Копет-Дага, особенно для некоторых представителей *Cystopus* и в равной мере для *Peronospora*, их формирование протекало в местных пустынных условиях в непосредственной связи с формированием ксерофильных растений пустынь из числа аборигенных представителей средиземноморской флоры.

Во всяком случае более верным суждением об этой флоре низших грибов в пустынях или по крайней мере для большинства из них будет суждение об аутохтонном их развитии, чем предположение об их миграции в условия пустынь из других флористических областей, в частности из областей бореальных. Мы это последнее предположение отвергаем для подавляющего большинства грибов, хотя отдельные виды могли проникать в пустыни и путем миграции через горные системы, имея связи непосредственно с флорой Копет-Дага.

В горных условиях Копет-Дага мы встречаемся и с большим разнообразием видов, и, что очень важно, родов низших грибов.

Важно отметить наличие по Кзыл-Атреку и в центральной части Копет-Дага *Plasmopara viticola*, впервые найденного в 1928 г. и в последующее время для всей Средней Азии известного только из этих мест. *Plasmopara viticola* заходит в своем распространении до Байрам-Али, где его впервые удалось обнаружить в 1928 г. Бабаяну. В долине Кзыл-Атрека этот вид не является редкостью, а наоборот, широко распространен на культурном и диком винограде, что имеет серьезное экономическое значение. Этот вид в Средней Азии местного происхождения (Головина, 1955), в то время как появление его в Западной, а затем и в Восточной Европе связано с завозом из Америки. Просмотр и тщательное изучение образцов, собранных по Кзыл-Атреку, полностью подтвердили высказанные ранее теоретические соображения. Морфологические признаки этого гриба из Средней Азии отличны (по строению конидиеносцев, форме и размерам конидий) от признаков, характерных для этого вида с Кавказа и из Западной Европы.

Видимо, следует с достаточным основанием полагать, что при орошении территорий пустынь следует ожидать развития более обильного состава низших грибов в новых оазисах сравнительно с теперешним их составом в пустынях. Многие из них будут занесены с Копет-Дага вместе с растениями-хозяевами и найдут вполне благоприятные условия

для своего развития в связи с наличием питающих растений и изменением климата пустыни.

Нет сомнений в том, что на будущих виноградниках следует ожидать значительного, а в отдельные годы и массового по характеру развития мильдью, с которым придется считаться, как с важным в экономическом отношении объектом. Большое значение, несомненно, будет иметь ложная мучнистая роса на люцерне, встречающаяся и теперь по окраинам пустыни, *Cystopus candidus* на крестоцветных, *Peronospora Schleidenii* на луке и другие.

Следует отметить и тот факт, что северная часть Кара-Кумов, лежащая в пределах Узбекистана (Кара-Калпакия), в отношении разбираемой здесь группы грибов достаточно отличается от южной, туркменской части. На севере видовой состав низших грибов исключительно беден, и встречаются они редко, что, несомненно, стоит в связи с более равномерным в течение всего года распределением осадков. Здесь нет такой резко выраженной сезонности в осадках, в силу чего в каждый отдельный срок, в частности весной, в отличие от южных районов влажности для развития низших грибов резко недостаточно.

Интересно отметить факт, что в ныне существующих оазисах, как новых, так и достаточно древних, которые, несомненно, следует рассматривать как территории, отвоеванные от пустынь в результате орошения, мы еще теперь находим остаточную пустынную флору и высших растений, и грибов. Среди последних значительную роль в весенний период играют низшие грибы, особенно виды *Peronospora* и *Cystopus*. Это обстоятельство подчеркивает возможность сохранения этих форм в новых, измененных условиях и в то же время дает право предполагать, что многие виды и формы пероноспоровых могут оказаться вредоносными при развитии их на культурных растениях в условиях новых оазисов.

Сумчатые грибы

Подавляющее большинство сумчатых грибов, известных из районов пустынь, принадлежит к сапрофитным формам, развивающимся почти исключительно на мертвых частях растений.

Наибольшее количество сумчатых, собранных в пустынях, принадлежит к родам *Pleospora*, *Strickeria*, *Amphisphaeria* и некоторым другим, характеризующимся наличием темноокрашенных плодовых тел и темноокрашенных спор. У большинства из них споры снабжены несколькими поперечными и продольными перегородками. Этот тип защитных приспособлений к высоким температурам и высокой инсоляции характерен для очень многих форм пустынных грибов, о чем будет сказано в своем месте, при обзоре группы несовершенных грибов.

Среди пустынных дискомицетов обращают на себя внимание аборигенные для Средней Азии виды сморчков, имеющих значение как хорошие съедобные грибы. Среди сумчатых несколько особняком стоит группа мучнисто-росяных, на обзоре которых здесь следует остановиться несколько подробнее, имея в виду их паразитический образ жизни и частую встречаемость на культурных растениях.

В условиях типичных пустынь мучнисто-росяные грибы встречаются редко. Среди них известны многочисленные представители рода *Leveillula* на некоторых кустарниках и травянистых растениях, развивающиеся в особых, относительно редких для пустынь притенениях, с относительно густым травостоем, по северным и северо-восточным склонам возвышенностей.

Представители других родов мучнисто-росяных в пустынях полностью отсутствуют, встречаясь, однако, в большом изобилии и значительном разнообразии на границе между пустыней и оазисами и по оазисам. Количественная характеристика видов, равно как и видовой состав мучнисто-росяных всецело зависят от состава растений-хозяев, с одной стороны, и от условий влажности и температуры, наблюдающихся на территории изучаемого района, с другой.

В будущем, при орошении ныне территорий пустынь, группа мучнисто-росяных грибов несомненно станет много обильней и разнообразней, чем она представлена в пустыне в настоящее время. В первую очередь будет богаче состав представителей рода *Leveillula*, из которых следует иметь в виду возможность распространения форм на люцерне, на хлопчатнике и некоторых других на овощных и технических растениях. В прилегающих к пустыням оазисах несомненно эти формы будут вредителями различных культур на вновь освоенных землях.

В отличие от современных оазисов, в новых районах орошения, в южной и юго-западной Туркмении виды и формы *Leveillula*, будут более вредоносными. Это может объясняться более ранним их развитием, начиная с первых же дней лета вплоть до осени, в то время как в современных оазисах развитие *Leveillula*, как правило, приурочено ко второй половине лета. На некоторых территориях, граничащих с пустынями, *Leveillula* на люцерне может быть обнаружена уже в половине апреля.

В непосредственной близости к пустыням в современных оазисах состав мучнисто-росяных довольно обилен и в настоящее время. Помимо *Leveillula* наиболее часто здесь можно встретить формы *Erysiphe cichoracearum* на диких и культурных растениях, некоторые формы *Erysiphe communis* и другие. Нередки здесь и теплолюбивые виды *Sphaerotheca* на дынях и других тыквенных, на розах и персике и многие другие. Естественно полагать, что в новых условиях, на орошенных землях теперешних пустынь, все эти формы получат широкое распространение и окажутся достаточно вредоносными. По материалам, имеющимся в нашем распоряжении в настоящее время, мы можем уверенно говорить об интенсивном развитии и массовой встречаемости этих форм на территориях, граничащих с пустынями. Относительно *Sphaerotheca pannosa* на розах, развивающегося обычно в районах теплого климата, известно, что в близких к пустыням условиях эта форма обнаруживается сравнительно рано (в начале лета) и дает уже во второй половине лета массовое образование клейстокарпиев, которые у нее известны вообще редко и только в районах с продолжительным и теплым летом.

В южных районах Туркменистана в последние годы наблюдается значительное распространение одного из видов *Leveillula* на хлопчатнике. Если в прежние годы поражение хлопчатника мучнистой росой встречалось очень редко и имело только теоретическое значение, то в последние 5—6 лет это заболевание приобрело уже большое хозяйственное значение, и в ряде районов южной Туркмении, прилегающих непосредственно к пустыням, с этим заболеванием приходится считаться, как с экономически важным фактом.

Наблюдения показывают, что основной причиной, вызвавшей массовое развитие мучнистой росы на хлопчатнике, следует признать введение в производство сортов, которые оказались сильно восприимчивыми к этому заболеванию. В будущем к подбору культурных растений следует подходить достаточно осмотрительно и вести его организованно и целеустремленно не только относительно видов культурных растений, но и относительно их сортовых различий.

Наконец, несколько слов относительно различий, которые наблюдаются в родовом и видовом составе мучнисто-росяных грибов по южным и северным районам пустыни. Следует отметить несравненно меньшее разнообразие их в северных районах Кара-Кумов сравнительно с южными районами. Кроме того, следует отметить еще одну закономерность в распределении этих грибов — это почти полное отсутствие в условиях северных районов пустыни представителей рода *Leveillula*. Для северных районов более типичен *Erysiphe communis*, встречающийся, однако, здесь довольно редко, в виде немногочисленных форм. Следовательно, и для культурных растений в новых районах орошения по северной части пустыни следует ожидать иного состава возбудителей болезней из числа грибов мучнистой росы, чем это предполагается для южных территорий.

В северных районах следует ожидать более или менее заметного развития мучнистой росы на бобовых, на свекле и других овощных и технических растениях с возбудителями *Erysiphe communis*, *Er. umbelliferarum*, *Er. cichoracearum*. Кроме того, возможно массовое развитие мучнистой росы и на некоторых кустарниках, используемых для укрепления песков (виды *Trichocladia* на *Atraphaxis*, *Calligonum* и др.), и на некоторых пастбищных растениях и деревьях поле- и лесозащитных полос (виды *Uncinula* на *Salix*, *Populus*, *Ulmus* и др.).

В южных районах на песчаной акации и саксауле и других укрепляющих пески и пастбищных растениях и на культурных технических и других растениях, как уже это было сказано, следует ожидать и иной состав мучнисто-росяных — преимущественно виды *Leveillula* — и иную интенсивность их развития сравнительно с северными районами.

Базидиальные грибы

Базидиальные грибы в пустыне известны относительно хорошо и из разных порядков этого класса. Пока мы не можем говорить о полном, исчерпывающем знании видового состава этой группы, ввиду того, что ранневесенние сборы в пустынях осуществлялись редко и кратковременно, а основная масса представителей базидиальных, особенно гимено- и гастеромицетов, а также и подавляющего количества ржавчинных грибов приходится именно на этот период сезона. В этой группе большинство известных видов и в настоящее время имеют большое значение, с одной стороны, как вредители полезных древесных и кустарниковых пород (пескоукрепителей и др.), или как вредители травянистой кормовой растительности. С другой стороны, многие базидиальные интересны как участники почвообразовательных процессов (гимено- и гастеромицеты.)

Несомненно, что при изменении облика пустынь при активном вмешательстве человека состав базидиальных грибов в новых условиях значительно изменится. С одной стороны, многие, типичные ныне для пустынь формы исчезнут и на смену им придут иные формы — в большом количестве и в большом разнообразии. Как и в каком направлении это будет происходить, судить подробно в настоящее время довольно трудно. Однако при сравнении флоры этих грибов из пустынь и из оазисов мы отмечаем резкие различия, часто принципиального характера.

Базидиальные грибы, в частности гимено- и гастеромицеты, в пустынях очень своеобразны и типичные их представители известны только из пустынь, в других условиях, тем более в условиях оазисов, они совсем не обнаруживаются. Вместе с тем некоторые формы, характерные для степных районов среднеазиатских территорий или даже для террито-

рий оазисов, заходят нередко и в пустыни, встречаясь здесь более или менее часто.

Эти факты и определяют наши суждения о возможных будущих изменениях в составе флоры базидиальных грибов, которые могут иметь место при окультуривании пустынь и превращении их в оазисы. На основании изложенного мы считаем вполне возможным и достоверным предположить вытеснение типичных для пустынь видов новыми пришельцами и полное или почти полное исчезновение в условиях будущих культурных оазисов таких форм, как виды *Battarraea*, *Podaxis*, *Phellorinia*, *Queletia*, *Tulostoma*, *Montagnea* и другие. Несомненно, это будет связано с новыми почвенными условиями при новом и отличном от теперешнего в пустынях процессе почвообразования, с появлением антагонистической для них почвенной микофлоры и т. д.

Головневые грибы

В пустынных районах Средней Азии головневые грибы встречаются довольно часто, преимущественно на эфемеровых злаках и на осоках. Вместе с тем и крупные — многолетние злаки, имеющие большое значение как кормовые и пескоукрепляющие растения, также поражаются головней достаточно часто. В настоящее время из пустынь известно около двух десятков видов головневых, преимущественно принадлежащих к родам *Ustilago* и *Cintractia*. Несколько реже известны виды *Tilletia*, *Sorosporium*, *Sphacelotheca*, *Schroeteria*. Подавляющее большинство видов, развиваясь почти ежегодно и поражая генеративные органы, значительно снижает размножение растений семенами. К тому же многие головневые, развивающиеся на многолетних злаках и осоках, приспособились к вегетативному размножению при вегетативном размножении питающих растений *Ustilago cynodontis*, *U. hypodytes* и другие, виды *Cintractia* на осоках (*Cintractia caricis* и др.).

Следует отметить, что для пустынь Средней Азии многие виды головневых являются эндемичными.

В прилегающих к пустыням оазисах состав головневых грибов значительно меняется. Прежде всего здесь обнаруживаются виды, приуроченные к культурным растениям, в пустынях отсутствующим. Однако отдельные виды головневых сохраняются и в измененных условиях в случаях, если питающие растения продолжают развиваться в новой обстановке.

Поскольку это так, а имеющиеся материалы это достаточно подтверждают, следует полагать, что вместе с семенным материалом культурных растений в эти новые районы попадут и головневые, приуроченные к этим растениям (*Ustilago Jensenii*, *U. nuda*, *U. tritici*, *Tilletia levis* и др.). В ряде случаев факты такого порядка нами уже были зарегистрированы. Интенсивность поражения посевов будет зависеть от количества инфекционного материала на семенах, от метеорологических условий года (в связи с сроком сева), агротехнических приемов и т. д. Несомненно, что этот момент должен привлечь к себе пристальное внимание агроработников в ближайшем будущем, и, поскольку борьба с головневыми достаточно проста, будущие посевы культурных растений в новых районах могут и должны быть полностью освобождены от головни. В условиях новых орошаемых земель сделать это будет достаточно легко.

Что касается видового состава головневых в целом, то с введением новых культур и увеличением разнообразия растений, он несомненно возрастет за счет ряда видов, могущих прийти с ближайших гор и из

современных оазисов вместе с новыми питающими растениями, поскольку и флора диких растений подвергнется довольно резким изменениям и в довольно короткие сроки.

В первую очередь следует ожидать в этих случаях *Ustilago bromivora*, *U. grandis*, *U. Passerinii*, *Sphacelotheca ischaemi*, *Sph. sorghi*, *Tilletia controversa*, *T. elymi*, *Urocystis agropyri* и ряд других видов.

Ржавчинные грибы

Ржавчинные грибы в пустынях представляют относительно обильную по видовому составу группу и вместе с тем группу, интересную с точки зрения оценки морфологических и биологических приспособительных к особым условиям существования признаков и особенностей.

Родовой состав ржавчинных в пустынях мало разнообразен. Преимущественное распространение по количеству видов здесь имеют роды *Puccinia*, *Uromyces*, *Melampsora*. Прочие роды в пустынях полностью отсутствуют.

Важно отметить, что наиболее приспособленными к условиям пустынь, видимо, следует считать виды *Melampsora*, встречающиеся здесь чаще других ржавчинных грибов, хотя и в небольшом видовом составе.

Как было уже отмечено относительно сумчатых грибов и как об этом будет сказано при обзоре несовершенных грибов, особенностью пустынной микофлоры, бросающейся в глаза, является наличие темноокрашенных спор, закономерно обнаруживаемое здесь для многочисленных представителей довольно разнообразных и вместе с тем многих систематических групп. Ржавчинные грибы нисколько не противоречат этой общей закономерности. В пустынях не известны совершенно виды, развивающиеся там во вторую половину весны или летом, у которых имеются светлоокрашенные телейтоспоры. Наоборот, для телейтоспор можно подметить наличие особенно интенсивной темной окраски, преимущественно на их вершинах, одновременно с более или менее заметными утолщениями оболочки также в верхней части. Таковы виды *Melampsora* (*M. Gelmii*) и многие пустынные виды *Puccinia*. Для некоторых типично пустынных видов *Puccinia* очень характерно наличие значительного утолщения оболочки по всей поверхности телейтоспор, вплоть до того, что оболочки иногда становятся толще, чем внутренний просвет клеток телейтоспор. Особенно характерно это для *Puccinia wolgensis* и *P. pachyderma*. Эти утолщенные оболочки способны к сильному набуханию, что несомненно является важным признаком приспособительного характера, полезным — с точки зрения водоудерживающей способности таких оболочек — для местных условий, бедных или, вернее, не обеспеченных влагой.

Обращает на себя внимание и еще одна особенность морфологического характера, также имеющая приспособительное значение. Она заключается в том, что образование телейтоспор, вплоть до полного их вызревания, протекает под покровом тканей питающего растения. Обнажающиеся телейтопустулы, выступающие наружу через разрывы поверхностных тканей, встречаются у видов *Puccinia* и *Uromyces* в пустынях значительно реже.

Интересно отметить факт относительно раннего формирования и созревания телейтоспор у некоторых ржавчинных грибов в типичных пустынях, что несомненно связано с эфемерностью питающих растений и с наличием здесь достаточного количества тепла уже в ранневесенний период. Такие виды, как *Puccinia poae-sudeticae*, сравнительно редко дающий телейтоспоры и обычно развивающийся в виде уредоспор, в пу-

стынях очень часто могут быть обнаружены в виде телейтоспоровой стадии. На многих эфемерах и эфемероидах *P. coronifera* и ряд других видов постоянно дает массовое и раннее формирование телейтоспор, успевающих образоваться до конца вегетации и отмирания этих растений, заканчивающих, как известно, свой цикл развития во вторую половину весны или (реже) в начале лета.

Из особенностей биологического характера у ржавчинных грибов следует отметить для ряда видов в пустынях так же, как и в высокогорьях, сокращение их цикла развития. Несомненно, что причиной сокращения цикла развития ржавчинных грибов является скороспелость — эфемерность питающих растений, что в свою очередь имеет непосредственную связь с быстрым повышением температуры и снижением влажности, происходящими в пустынях.

Если в высокогорных местностях сокращение цикла развития ржавчинных грибов связано с недостатком тепла в течение вегетационного периода и с укороченным вегетационным периодом в связи с поздним наступлением весны и ранним похолоданием осенью, то в условиях пустынь ржавчинные грибы сокращают свой цикл развития несомненно в связи с избытком тепла в течение лета и недостаточной влажностью в этот период.

Может быть, именно эти различия в экологических условиях в горах и пустынях и определяют иной путь сокращения цикла развития многих видов ржавчинных грибов в пустынях сравнительно с горными районами.

Как известно, в суровых условиях высокогорий имеет место выпадение всех или почти всех стадий спорообразования, предшествующих телейтоспорам, и из полноцикловой — *Eu*-формы — вид превращается в форму с сокращенным циклом, часто в виде *Micro*-формы. Процесс этот ведет к формированию качественно новых видов и к изменению такого весьма существенного признака, как разнохозяйность ржавчинных, превращающихся в виды однохозяйные. Развитие телейтоспор в конце концов происходит на эцидиальном хозяине и эцидиальные плодоношения замещаются здесь телейтопустулами. Процесс такого видообразования в горах протекает особенно интенсивно и наглядно, причем в значительном количестве случаев можно среди видового состава ржавчинных грибов определенной территории подобрать такие пары видов, из которых один — полноцикловый вид может считаться родоначальником другого, — имеющего сокращенный цикл развития в виде *Micro*-формы.

В пустынях этот процесс в силу различия экологических условий сравнительно с горными территориями совершается по-иному. Прежде всего следует отметить, что весной в пустынях мы обнаруживаем большое количество эцидиальных плодоношений на многих и разнообразных растениях (*Asparagus*, *Astragalus*, *Tournefortia*, *Nitraria*, *Senecio*, *Zygophyllum* и ряд других). В одних случаях связь этих эцидиальных стадий с последующими стадиями, развивающимися на других питающих растениях, установлена с той или иной достоверностью (*Uromyces lapponicus*, *Puccinia aristidae*, *P. aeluropodis*, *P. pachyderma* и др.), в других случаях эти эцидиальные плодоношения остаются изолированными и последующий цикл развития этих форм остается невыясненным.

Анализ ржавчинных грибов из пустынь показывает, что здесь мы встречаемся со значительным, относительно всего видового состава грибов этого порядка, количеством видов, имеющих сложный и длительный цикл развития (*Eu*-формы), что хорошо может быть объяснено ранним

наступлением здесь теплых дней весной при достаточной влажности в виде осадков. Поэтому нисколько не удивительно нахождение в пустынях весной большого количества эцидиальных плодоношений. Достаточное количество тепла и вместе с тем обеспеченность влагой в весенний период позволяют этим формам полностью завершить цикл развития вплоть до образования телейтоспор.

Однако в цикле развития ржавчинных в пустынях имеется одна, хорошо выраженная и обращающая на себя внимание, особенность, объясняемая ранним наступлением засухи, что вызывает ускоренные темпы в развитии высших растений (эфемерность), а вместе с ними и ржавчинных грибов: для ржавчинных здесь характерно в первую очередь сокращение количества поколений уредоспор вплоть до их полного выпадения из цикла развития в некоторых случаях, когда в конце концов полные *Eu*-формы превращаются в *Opsis*-формы (*Puccinia gentianae* и др.). Однако в отличие от процесса превращения в горах *Eu*-форм в *Micro*-формы, в пустынях, в зависимости от погодных условий, уредоспоры либо полностью выпадают из цикла развития некоторых видов, либо в других случаях сохраняются и при особо благоприятных условиях могут развиваться нормально в нескольких поколениях.

При сравнении флоры ржавчинных грибов северных и южных районов Кара-Кумов обращает на себя внимание прежде всего значительная бедность и меньшее разнообразие их в северных районах сравнительно с южными.

В условиях пустынь, непосредственно прилегающих к оазисам, в оазисах, относительно недавно отвоеванных человеком у пустынь, и в ближайших к пустыням горных районах Копет-Дага, — отмечается постепенное увеличение количества видов и родов. Вместе с тем мы наблюдаем и постепенные переходы от закономерностей их распределения, характерных для пустынь, к закономерностям, характерным для этих районов. В оазисах и тем более в горных условиях прежде всего значительно богаче флора высших растений, что, естественно, влечет за собой увеличение видов ржавчинных грибов. Кроме того, экологические условия здесь значительно благоприятней для развития грибов вообще, в том числе и ржавчинных.

Естественно полагать, что при изменении экологических условий в современных пустынях видовой состав этого порядка в этих новых условиях значительно изменится и качественно, и количественно. Направления изменений, несомненно, будут протекать по тем закономерностям, которые определятся более мягкими климатическими условиями при смягчении летних температур, увеличении влажности воздуха и т. д. Обогатится флора высших растений за счет появления новых — пришлых — видов из теперешних оазисов и горных районов и завезенных человеком при окультуривании и освоении пустынь. Вместе с ними придут многочисленные ржавчинные и другие грибы. Ряд современных, типичных для пустынь видов, естественно, будет вытеснен новыми, более приспособленными к новым условиям, другие изменят свои биологические особенности, сохранившись и в новых условиях.

Что касается ржавчинных грибов — возбудителей болезней культурных растений и, следовательно, объектов, имеющих практический интерес непосредственно, — то прежде всего следует отметить, что видовой состав организмов разбираемой здесь группы, которые нас могут интересовать, относительно невелик. Это будут в первую очередь ржавчинные, поражающие злаковые культуры, из которых несомненно особо важным в экономическом отношении будет *Puccinia glumarum*. Массовое развитие,

кроме того, могут получить *Uromyces striatus* — на люцерне, *Melampsora lini* — на льне, *Puccinia carthami* — на сафлоре. Спорадически и в отдельные годы в массе с значительной вредоносностью можно ожидать в новых условиях поражение лука ржавчиной, развитие эцидиальных плодоношений *Puccinia isiacae* на капусте и других крестоцветных или на листьях моркови и других растениях. Однако вредоносность последнего заболевания обычно не велика. *Puccinia glumarum* — на зерновых злаках в разные годы будет и различно вредоносным видом. Массовое развитие этого вида и большой вред посевам будут отмечаться в годы с затяжной весной, при частом выпадении осадков и одновременно при относительно высоких для весеннего периода температурах воздуха.

Многие виды ржавчины в настоящее время, встречаясь на ряде кормовых растений по естественным пастбищам, имеют с этой точки зрения известное экономическое значение (*Uromyces nidificans*, *Puccinia wolgensis*, *P. aristidae*, *P. aeluropodis* и др.). В будущем, в связи с увеличением влажности воздуха, что повлечет за собой изменение условий среды в сторону, благоприятную для их развития, вредоносность этих видов может увеличиваться.

Гименомицеты и гастеромицеты

Следует иметь в виду довольно частую встречаемость гимено- и гастеромицетов в пустынях, где им несомненно принадлежит довольно почетная роль как одним из первых участников в почвообразовательных процессах. Кроме того, многие из гименомицетов в пустынях могут быть использованы как съедобные грибы, встречаясь в известном обилии и некотором, хотя и небольшом, разнообразии (*Clitocybe sapida*, виды *Psaliota*, виды *Pleurotus*, *Stropharia* и др.). Практическое значение этих грибов, по сути дела, этим и ограничивается.

Вместе с тем встречающиеся в пустынях представители этих групп грибов весьма своеобразны морфологически, показывая исключительно интересные признаки приспособления к особым и своеобразным условиям существования. Интересны эти грибы и с точки зрения оценки их происхождения, географических связей с пустынями других стран, а также, во многих случаях, по наличию достаточно узкого эндемизма.

Среди *Agaricaceae* узко эндемичны для Кара-Кумов и частично для Кзыл-Кумов *Coprinus desertorum*, *Raddetes turkestanicus*, *Psatyrella arenaria*, *Naucoria pediades* var. *desertorum*, *Collybia turkestanica*, *Clitocybe sapida* (последний заходит, по некоторым данным, на север и северо-запад) и другие, из гастеромицетов — *Mycenastrum corium* var. *kara-kumianum*, *Queletia turkestanica*, *Phellorinia asiatica* и другие.

Из гастеромицетов многие виды являются типичными средиземноморцами или встречаются иногда в Палестине, в Аравии, на Мадагаскаре, по африканскому континенту — на южной его оконечности. Из таких видов можно указать *Secotium agaricoides*, *Montagnea radiosus* (рассматриваемый ныне в группе пластинчатых грибов), *Gyrophragmium Delilei*, виды *Podaxis*, *Battarraea* и другие. Примерно около половины всего состава видов, встречающихся в пустынях, эндемичны для этих мест, а остальные характерны для тропических и субтропических стран юга Европы и севера и даже юга Африки.

Наибольшая частота встречаемости этих видов отмечается для южных районов, где имеется и большее количество сравнительно с районами северными. Некоторые виды заходят на север до Приаралья и известны по северной части Кзыл-Кумов и на плато Устьурт.

Несовершенные грибы

В целом для Средней Азии группа несовершенных грибов может быть охарактеризована как одна из наиболее обильных по видовому составу и вместе с тем как одна из наиболее разнообразных. Без преувеличения можно сказать, что с представителями этой группы приходится иметь дело, пожалуй, более часто, чем с какими-либо другими. Среди несовершенных грибов Средней Азии известны многочисленные и часто очень вредоносные, патогенные для растений и животных формы и вместе с тем формы сапрофитные, играющие большую роль в разрушении растительных остатков и в почвообразовательных процессах и т. д.

В пустынях Средней Азии, в частности в Кара-Кумах, несовершенные грибы, как и прочие грибы, встречаются в ограниченном количестве и в составе довольно своеобразных родов, характеризующихся своеобразными приспособительными особенностями.

Из пикнидиальных грибов в пустынях почти нацело отсутствуют формы со светлоокрашенными спорами, за исключением некоторых представителей *Phyllosticta* и *Phoma*. Наиболее обильны из этих двух родов представители *Phoma* в качестве сапрофитов на мертвых стеблях, ветвях и т. п.

Типичными для пустынь из пикнидиальных грибов следует считать виды *Coniothyrium* и особенно виды *Camarosporium*, хотя здесь известно большое количество и других родов, имеющих окрашенные споры, — *Sphaeropsis*, *Diplodia Hendersonia* и другие. Довольно обильно представлены в пустынях виды *Septoria* и *Rhabdospora*, причем интересно отметить, что и здесь чаще встречаются виды, имеющие темные или во всяком случае окрашенные стилоспоры.

Среди пустынных видов пикнидиальных грибов известно большое количество аборигенных представителей, описанных как новые виды или встречающихся нередко в других районах и странах, что позволяет связывать пустынную микофлору с венгерскими «Пуштами», как территорией, экологически близкой, представлявшей в древние времена продолжение среднеазиатского Тетиса, с одной стороны, и с другой, — по крайней мере по окраинам пустынь, — с микофлорой горных районов, как берегов и островов древнего Тетиса, и другими районами.

Интересной особенностью большинства пустынных пикнидиальных, обращающей постоянно на себя внимание при изучении их морфологии, является строение оболочек пикнид. Здесь мы обнаруживаем очень часто, а для видов *Coniothyrium* и *Camarosporium* почти всегда, наличие очень толстых оболочек, нередко превосходящих по толщине просвет внутренней полости всей пикниды. Строение таких оболочек рыхлое, характера прозоплектенхиматической ткани, с постепенным переходом в вегетативный мицелий.

Второй важной особенностью, не менее резко бросающейся в глаза, является количество спор в пикнидах. Как правило, споры очень немногочисленны, и в тех случаях, когда они крупные, как у видов *Camarosporium*, число их измеряется единицами. Споры в пикнидах *Camarosporium* и даже в пикнидах *Coniothyrium* в подавляющем большинстве случаев легко сосчитать.

В пустынных районах, прилегающих непосредственно к оазисам, и в оазисах, расположенных в непосредственной близости к пустыням, мы находим достаточно пеструю картину распределения видового состава и пикнидиальных грибов. Оазисы имеют свою оригинальную флору по этой группе грибов только на культурной растительности. Что ка-

сается пикнидиальных грибов, встречающихся на диких и сорных растениях, то они связаны либо с пустынями, либо с горными районами. Нередко виды, типичные для той или иной флоры, могут быть встречены рядом, развиваясь одновременно в особых условиях микроклимата.

Молодые оазисы, недавно отвоеванные деятельностью человека у пустынь, характеризуются наличием пустынной микофлоры. Все пустыри, перелоги и прочее, не занятые культурными растениями и не орошаемые искусственно, могут быть охарактеризованы как уголки настоящих пустынь, с наличием типичных для этих условий видов микофлоры и характерной для них сезонной смены.

Меланконевые грибы в пустынях встречаются в ограниченном составе, что вполне закономерно, так как для их развития требуется значительное количество капельной влаги. В целом эта группа в Средней Азии представлена вообще небольшим количеством видов. В основном это виды *Gloeosporium*, *Marssonina*, *Cylindrosporium*, *Septoglaeum* и некоторые другие, распространенные в горных районах и особенно богато (сравнительно) по Центральному Тянь-Шаню, и в отдельных видах — иногда по оазисам. Некоторые из них — *Gloeosporium ampelophagum*, *Marssonina rosae*, *M. juglandis*, *M. Castagnei*, немногие виды *Tubercularia* и некоторые другие — имеют значение в качестве возбудителей болезней культурных растений, встречаясь широко и в естественных зарослях и лесах, но и в этих случаях при особо влажных вёснах, с частыми и обильными осадками.

Для пустынь из этой группы грибов наиболее типичны виды *Coryneum* и *Steganosporium*, имеющие в пустынях широкое распространение на ветвях различных кустарниковых пород.

И в данном случае флора этой, хотя и немногочисленной, группы в основном или в значительной мере оригинальна и самобытна в наших пустынях. Эта группа грибов еще раз подтверждает уже не раз отмеченную закономерность, касающуюся характерных черт пустынных грибов, — наличие у них темноокрашенных спор, нередко с большим количеством поперечных и продольных перегородок. Исключительно интересны здесь некоторые виды *Steganosporium* на *Ephedra*, *Astragalus* и других растениях, отличающиеся оригинальным строением спор и их величиной и описанные как аборигенные, новые для науки виды.

Группа гифомицетов для Средней Азии в целом представлена значительным видовым составом, обильна и очень разнообразна. Среднеазиатские гифомицеты можно характеризовать не только как обильную по количеству видов, но вместе с тем и как своеобразную группу, в которой насчитывается большое количество оригинальных местных видов, в большом числе описанных в качестве новых для науки.

В пустынях количество видов гифомицетов сравнительно с высокогорьями и даже с оазисами резко убывает. Наиболее обычны для пустынь теплолюбивые виды почвенных представителей *Aspergillus*, замещающие здесь почти нацело все прочие формы — *Penicillium*, *Mucorales* и др., за исключением некоторых *Dematiaceae* — *Macrosporium*, *Stemphylium* и др.

Отмеченная раньше закономерность относительно преимущественной встречаемости в пустынях представителей различных систематических групп грибов, характеризующихся темноокрашенными спорами, подтверждается закономерностями, которые мы обнаруживаем и при анализе гифальных грибов. Для пустынь исключительно типичны виды *Cladosporium*, *Coniothecium*, *Stemphylium*, *Alternaria*, *Macrosporium*, т. е.

те формы, споры которых во многом сходны с типичными для пустынь спорами сумчатых, пикнидиальных и меланконевых грибов.

Гифомицеты, характеризующиеся светлыми спорами, в пустынях относительно слабо представлены, а виды *Ovularia* и *Ramularia*, представленные большим числом видов в горных районах, в пустынях полностью неизвестны.

В будущем несовершенные грибы несомненно будут иметь очень большое экономическое значение. Многие из них сыграют ведущую роль в почвообразовательных процессах, в процессах превращения современных естественных почв в почвы культурные. Деятельность почвенных грибов наряду с почвообразовательной деятельностью других микроорганизмов при орошении земель несомненно будет протекать с большей интенсивностью, чем мы наблюдаем это в настоящее время.

Изучение состава и количества пустынной почвенной грибной флоры показало, что уже теперь мы имеем здесь известное богатство видов и их обильное развитие в почвах, особенно в период с осени по вторую половину весны. В пустынных почвах грибная флора многочисленней и разнообразней прочих микроорганизмов, представителей других систематических групп из числа микронаселения почв (бактерии, актиномицеты, водоросли и др.). В отдельных случаях из образцов песчаных почв выделялись только грибные организмы, при полном отсутствии бактериального населения. Как уже сказано, наиболее обычными представителями в пустынных почвах отмечены теплолюбивые виды *Aspergillus*, *Cladosporium*, *Macrosporium*, *Alternaria* и другие, в основном имеющие темноокрашенные споры С другой стороны, удавалось несколько раз выделять и виды *Oospora*, *Monilia*, *Geotrichum*, *Trichoderma*, *Trichothecium*, *Sepedonium* и некоторые другие.

Таким образом, можно говорить о том, что фон почвенной микофлоры здесь уже теперь достаточно разнообразен, хотя и не столь обилен, как в условиях гор и оазисов.

На этом основании мы склонны полагать, что при окультуривании пустынь процессы почвообразования пойдут интенсивно, тем более, что поливные воды принесут с собой большое количество зачатков различных микроорганизмов, которые в ряде случаев примут деятельное участие в этом процессе.

Что касается патогенных для растений видов несовершенных грибов, то многие из них, несомненно, появятся с самого начала возделывания культурных растений. Большое количество патогенных грибов будет принесено сюда с семенным и посадочным материалом в виде приставших к их поверхности спор или в виде мицелия в тканях растений. Для технических культур (хлопчатник, лубяные, масличные) постепенно в почвах будут накапливаться возбудители корневых гнилей и увядания растений (виды *Fusarium*, *Verticillium*, *Rhizoctonia* и др.), которые могут быть занесены сюда водой, воздушными токами, человеком, животными, а возможно, в ряде случаев, потенциально уже теперь присутствуют здесь в качестве почвенных сапрофитов или, развиваясь на современной дикой растительности, в виде мало специализированных — многоядных организмов.

Во всяком случае упускать из виду это обстоятельство — возможность постепенного накопления в новых условиях патогенных для культурных растений грибов и других микроорганизмов — никак не следует. Наоборот, все это нужно и можно предвидеть уже теперь и принять ряд вполне доступных и рациональных мер для защиты новых территорий от новых для них грибных заболеваний.

ЛИТЕРАТУРА

Борщов И. Г. Материалы для Ботанической географии Арало-Каспийского края. Зап. Акад. Наук, т. VI, 1865.

Головин П. Н. Микофлора Средней Азии, т. I. Мучнисто-росяные грибы Средней Азии. 1941а.

Головин П. Н. Грибы песчаных пустынь Средней Азии. Тр. Узб. фил. АН СССР, сер. XI, вып. 1, 1941б.

Головин П. Н. Закономерность распределения микологической флоры на Памире. Изв. Тадж. фил. АН СССР, № 8, 1944.

Головин П. Н. Экологические типы грибов Средней Азии. Изв. АН Узб. ССР, № 5, 1947.

Головин П. Н. Новые виды грибов Средней Азии. Среднеаз. Гос. унив., Новая серия, в. XIV, Биологические науки, кн. 5, 1950.

Головина Н. П. Сравнительная характеристика образцов Plasmopara viticola Berl. et De Toni из разных стран. Ботан. матер. отд. споровых раст. БИН АН СССР, т. X, 1955.

Естифеев П. Г. Материалы к микофлоре Туркменистана и сопредельного с ним Хоросана. 1927.

Петров М. П. Экологический очерк растительности Репетекского песчано-пустынного заповедника в юговосточных Кара-Кумах. Проблемы растениеводческого освоения пустынь, вып. 4, 1935.

ТРУДЫ БОТАНИЧЕСКОГО ИНСТИТУТА ИМ. В. Л. КОМАРОВА
АКАДЕМИИ НАУК СССР

СЕРИЯ II, ВЫП. 10, 1956

П. Н. ГОЛОВИН

МОНОГРАФИЧЕСКИЙ ОБЗОР РОДА LEVEILLULA ARNAUD (МУЧНИСТО-РОСЯНЫЕ ГРИБЫ — СЕМ. ERYSIPHACEAE)

I. ОБЩАЯ ЧАСТЬ

LEVEILLULA TAURICA ARN. КАК СБОРНЫЙ ВИД

Со времени классических исследований Де-Бари (De Bary, 1870, 1884), Де-Бари и Воронина (De Bary et Woronin, 1870) мучнисто-росяные грибы (*Erysiphaceae*) рассматривались как типичные эктопаразиты, развивающие вегетативный мицелий и органы спороношения исключительно на поверхности органов питающего растения. И только органы питания — гаустории — как специализированные ответвления мицелия описывались проникающими внутрь эпидермальных клеток растений-хозяев. Несколько позже Палла (Palla, 1899) обнаружил, что у видов *Phyllactinia* имеется полуэндофитный мицелий, основная масса которого развивается на поверхности и частично проникает в подустьичную полость листьев растения. Смит (Smith, 1900) нашел, что некоторые *Erysiphaceae* из рода *Uncinula*, такие как *U. salicis* (DC.) Wint., образуют гаустории, проникающие не только в полость клеток эпидермиса, но в некоторых случаях и в субэпидермальные клетки паренхимы листа при относительно слабом развитии гаусторий в клетках эпидермиса.

Сальмон (Salmon, 1905) впервые обратил внимание на необычное для семейства *Erysiphaceae* образование конидиальной стадии на некоторых растениях с наличием на поверхности органов этих растений типичных признаков развития мучнистой росы. Конидиеносцы в этих случаях были обнаружены развивающимися не на эпифитном мицелии, как это было известно для всех *Erysiphaceae*, а на мицелии эндофитном, широко распространенном в мезофиле листа. Такие конидиеносцы выходят наружу через устьица листьев.

Кроме того, Сальмон обратил внимание и на то, что форма конидиеносцев в этих случаях была необычной. В отличие от прочих *Erysiphaceae*, они были удлиненными, состояли из нескольких клеток и имели разветвления, иногда повторные, что у всех остальных *Erysiphaceae* никогда не наблюдалось. На таких удлиненных (200—700 μ длиной) и многоклеточных конидиеносцах всегда удавалось обнаруживать наличие только одной, располагающейся на вершине конидиеносца, довольно крупной конидии. Форма и величина таких конидий также отличалась от других *Erysiphaceae*.

Конидиеносцы функционируют длительный срок и, как показал это Сорокин (Sorokin, 1889) для *Erysiphe saxauli*, а затем подтвердили

и Сальмон (Salmon, 1905), Мэр (Maire, 1905) и другие исследователи, взамен первой конидии, спадающей с конидиеносца, на вершине последнего образуются последовательно вторичные, также одиночные конидии.

В отличие от всех остальных авторов, Скалиа (Scalia, 1902) для *Oidiopsis sicula* и для *Oidium gigasporum* описывает образование на таких же, отходящих от эндофитного мицелия конидиеносцах, цепочек конидий. Наличие разветвленных конидиеносцев, неизвестных до этого времени у всех остальных представителей *Erysiphaceae*, и отсутствие на ранних стадиях развития эпифитного мицелия позволило Сальмону в 1906 г. объединить все формы, имеющие эти признаки, в особый вид — *Oidiopsis taurica* (Lév.) Salm. и выделить их, таким образом, из рода *Erysiphe* (Salmon, 1906).

Erysiphe taurica был впервые описан Левейе (Léveillé, 1842) по собранным в Крыму образцам на *Peganum harmala* и на *Zygophyllum fabago* и затем им же (1851) более подробно — с указанием синонимики и некоторых других питающих растений [*Dorycnium herbaceum*, *Eryngium campestre*, *Inula nervosa*, *Carlina corymbosa*, *Cirsium eryophorum*, *Aplotaxis?* (*Saussurea*), *Cerinthe major*]. Более обстоятельные материалы по этому виду даны были затем Сальмоном в его монографии *Erysiphaceae* (Salmon, 1900). В этой монографии указываются уже 56 питающих растений для *Erysiphe taurica* и в достаточной подробности разобрана синонимика и литература по этому виду.

Сальмон отмечает, что *E. taurica* можно легко спутать с *E. cicharacearum* и *E. polygoni*. От первого, имеющего также двуспоровые сумки, и второго, у которого иногда в сумках образуются по две споры, Сальмон отличает *E. taurica* по более крупным размерам сумок и спор и по сверху вниз сдавленным «пецицоидным» перитециям. Другие, наиболее характерные для этого вида признаки в то время еще не были детально известны. Только в 1905 г., в предварительной заметке об эндофитном виде *Erysiphaceae*, Сальмон, как было сказано, обратил внимание на наличие у *E. taurica* первичного эндофитного мицелия и своеобразное, отличное от прочих *Erysiphaceae*, развитие конидиеносцев и конидий. Сальмон отмечает, что все эти признаки заставляют *Erysiphe taurica* Lév. выделить в особый род. Это было сделано им в следующем, 1906 г., но не совсем удачно. Разбирая достаточно подробно имевшиеся в то время материалы по морфологии этого вида, он пришел к выводу о необходимости разделения семейства *Erysiphaceae* на три подсемейства. Для *Oidiopsis taurica* он выделил особое подсемейство — *Oidiopsideae*. Родовое название, которое Сальмон присвоил этому грибу — *Oidiopsis*, явно неудачное, так как род *Oidiopsis* был создан Скалиа для несовершенной стадии из группы гифомицетов — *Oidiopsis sicula* Scalia на *Asclepias curassavica*. Неудачное родовое название *Oidiopsis* было заменено Арно (Arnaud, 1921) на новое — *Leveillula*, сохранившееся до настоящего времени.

Род *Leveillula* Arn. до последнего времени считался монотипным: известен только один вид — *L. taurica* Arn., широко распространенный преимущественно в Средиземноморской области на довольно большом количестве и достаточно разнообразных питающих растений, принадлежащих к различным семействам. В 1927 г. Ячевский, при монографической обработке мучнисто-росяных грибов, основываясь на многократно доказанных для многих видов мучнисто-росяных грибов фактах их специализации и узкой приуроченности к определенным питающим растениям, предложил дробление вида *L. taurica* на специализированные

формы, приуроченные в своем развитии к определенным родам растений-хозяев (Ячевский, 1927).

Такая система вида была принята безоговорочно среди микологов СССР, а также в ряде случаев и в зарубежной литературе. Однако отдельные микологи, в частности Блумер (Blumer, 1933), не считают возможным выделять специализированные формы в пределах этого вида. Кстати сказать, Блумер не признает такие формы и для остальных видов *Erysiphaceae*.

Следует отметить, что в этой же монографии Ячевского имеется определенное указание на то, что многие формы *L. taurica* при последующем изучении должны быть выделены в качестве самостоятельных, хорошо обособленных видов. С своей стороны Блумер также говорит о *L. taurica* как о сборном виде, из которого в последующем при тщательном изучении будут выделены хорошо различимые морфологически, самостоятельные виды.

Собственно говоря, такое же суждение относительно этого вида напрашивается и по материалам более ранних авторов (Sorokin, 1889; Magnus, 1900; Maire, 1905, и др.), которые ряд относящихся в настоящее время к этому роду форм описывали в родах *Erysiphe*, *Microsphaera* как новые, хорошо различимые виды, с более или менее ясно выраженными морфологическими особенностями.

МОРФОЛОГИЯ И БИОЛОГИЯ

Вегетативные органы — грибница

Наиболее обстоятельное описание признаков, отличающих род *Leveillula* в его современном понимании от всех остальных *Erysiphaceae*, впервые было сделано Сальмоном (Salmon, 1906), как уже сказано, называвшим этот род *Oidiopsis*. Им было изучено значительное количество образцов, целеустремленно подобранных и полученных из разных гербариев и от разных лиц. В этом же направлении затем работали Фоекс (Foex, 1909, 1912, 1913) и другие авторы. Особое внимание ими было обращено на положение вегетативного мицелия относительно субстрата и на развитие конидиеносцев и конидий.

Характерными для рода *Leveillula* будут следующие особенности. Мицелий вначале всегда эндофитный, простирающийся в межклетниках под эпидермисом и образующий в ряде случаев негустое сплетение, напоминающее рыхлую и тонкую ткань. При последующем развитии мицелий проникает в межклетники палисадной и губчатой паренхимы. Гифы эндофитного мицелия с перегородками, 4—6 μ в диаметре, извилистые, ветвистые, имеют форму и контуры занимаемого ими пространства. Простирающиеся в межклетниках гифы развивают гаустории с шаровидными вздутиями на концах, внедряющиеся в клетки палисадной и губчатой паренхимы. Проникновения гаусторий в клетки эпидермиса через их внутренние стенки ни разу не было обнаружено.

Отдельные ветви эндофитного мицелия через устьица выходят на поверхность с обеих сторон, преимущественно на нижней стороне листа, образуя характерные конидиеносцы. При образовании конидиальной стадии на поверхности органов растения обильно развивается вторичная грибница, в этих случаях ничем (за исключением обильного ее развития и образования плотного войлокообразного налета) не отличающаяся от эпифитного мицелия других видов *Erysiphaceae* (рис. 1).

Несомненно, что поверхностный мицелий сохраняет свои связи с мицелием эндофитным, получая от последнего питание, как это наблюдается и у *Phyllactinia* (Palla, 1899; Salmon, 1906). Поверхностный вторичный мицелий не образует гаусторий, которые проникали бы в полость эпидермальных клеток, как это имеет место у остальных *Erysiphaceae*. Вместе с тем на поверхностном мицелии закладываются аппрессории, которые

Рис. 1. Поверхностная грибница *Leveillula malvacearum* Golov. f. *althaeae* (Jacz.) на листьях *Althaea* sp.

являются только органами прикрепления, как и у других эпифитных видов. В отличие от остальных *Erysiphaceae*, от этих аппрессориев развитие гаусторий не наблюдается, как и у видов *Phyllactinia*. Таким же образом происходит развитие молодого ростка грибницы и при прорастании конидий. Эндофитизм в этих случаях Сальмон рассматривал как примитивный признак внутри семейства (как у *Ovularia* и *Ramularia*), подтверждая это указанием на образование характерных пятен на поверхности листовой пластинки, обычно ограниченных жилками листа (на *Asclepias*). Вместе с тем уже Мэр (Maire, 1905) указывал, что эндофитный мицелий у *Leveillula* представляет собой не что иное, как приспособление к паразитированию на ксерофильных растениях в условиях сухого климата. С своей стороны Сальмон также полагал, что

эндофитизм у представителей *Leveillula* можно рассматривать и как признак вторичного характера, возникший при развитии видов в особых условиях существования, но, по Сальмону, не имеющий большого филогенетического значения. Сальмон пишет (Salmon, 1906), что условия обитания *Oidiopsis taurica* — это высокие температуры в течение длительного периода и сухость (Средняя Азия, Персия, Индия, Сирия, Турция, юг России — Крым, кроме того, Болгария, Греция, Италия, Сицилия, Франция, Испания, Германия, Венгрия, Алжир). Эндофитизм, следовательно, указывает Сальмон, это защита от сухости; кроме того, это связано с невозможностью проникновения ростка грибницы через толстую кутикулу ксерофильных растений. Вместе с тем здесь же Сальмон отмечает, что *O. taurica* был найден на листьях, обладающих кутикулой которая другими *Erysiphaceae* пронизывается. Так, на *Verbascum lychnitis* и *V. phlomoides* были найдены *O. taurica* и *Erysiphe cichoracearum*.

Эпифитный мицелий, простирающийся в большем или меньшем количестве по поверхности субстрата, присутствует у всех представителей *Erysiphaceae*. Вместе с тем к настоящему времени накоплен значительный материал, позволяющий говорить о том, что и эндофитный мицелий является далеко не редкостью среди *Erysiphaceae*. Прежде всего необходимо отметить захождение гаусторий у некоторых видов *Uncinula* относительно глубоко в ткани листа, что несомненно следует рассматривать как проникновение мицелия внутрь тканей органов питающего растения. Эндофитизм отмечен и у некоторых других *Erysiphaceae*, как *Erysiphe graminis* (Salmon, 1905), в условиях, искусственно созданных.

Бессонов (1914), достаточно подробно исследовавший процессы развития конидий и клейстокарпиев у мучнисто-росяных грибов, указывает на наличие у *Sphaerotheca mors uvae* двух типов грибницы, которые названы им по времени их формирования первичной и вторичной. Первичная грибница у этого вида, по Бессонову, сменяется вторичной, которая развивается и сохраняется на поверхности органов растения вплоть до конца образования конидиальных спороношений. Бессонов отмечает, что первичный мицелий *Sph. mors uvae* проникает в межклетники паренхимы плода в виде отдельных ветвей грибницы. Эти ветви грибницы Бессонов называет гаусториями. В отличие от первичной, вторичная грибница образует гаустории, проникающие только в эпидермальные клетки. С некоторым основанием можно предположить, что такое проникновение гаусторий в глубоко расположенные ткани питающих растений может быть обнаружено и у других видов *Sphaerotheca*, в частности у *Sph. pannosa* на персике и на розах, у *Sph. tomentosa* на видах *Euphorbia*. Вполне вероятно это для *Sph. lanestris* и т. д.

Мы допускаем возможность, особенно для некоторых южных, достаточно теплолюбивых видов *Sphaerotheca*, не только захождение гаусторий внутрь клеток паренхимы, но и обнаружение эндофитного межклеточного мицелия. Во всяком случае последующий эволюционный путь развития таких южных видов *Sphaerotheca* может вполне вероятно пойти в том же направлении, как это обнаруживается в настоящее время у *Leveillula*.

Эпифитный образ жизни, присущий в той или иной мере всем мучнисто-росяным грибам, в условиях, недостаточно благоприятных, может рассматриваться как признак малой их защищенности. В этих случаях вся вегетативная часть гриба постоянно подвергается воздействию изменчивых условий температуры, влажности, освещения и проч., а также воздействию факторов биотического характера в виде вторичных паразитов, антагонистов и т. д. В неблагоприятных условиях, создающихся

при резких колебаниях температуры, влажности и при высокой инсоляции, мучнисто-росяные грибы или совсем не развиваются, или присутствуют в виде особо приспособленных к этим условиям форм. Значительного внимания заслуживает тот факт, что представители *Erysiphaceae* в основном являются обитателями умеренного климата. Любопытно, что в этих условиях основная масса *Erysiphaceae* обнаруживается относительно поздно, как правило во вторую половину лета, при этом наиболее обычны для развития мучнистой росы открытые, хорошо освещенные, прогреваемые и проветриваемые места. С другой стороны, в засушливых районах Средней Азии, Малой Азии, Ирана, Индии и. т. п., наиболее обычными для развития *Erysiphaceae* являются местообитания, характеризующиеся затененностью, в известной степени повышенной влажностью и ослабленной инсоляцией. И, наконец, столь же интересен факт слабого развития или почти полного отсутствия *Erysiphaceae* в условиях влажных субтропиков и тем более в тропиках.

Мучнисто-росяные грибы, судя по таким их особенностям, как приуроченность к континентальному климату и преимущественно к двудольным растениям, несомненно молодая, сравнительно недавно возникшая группа. Эволюция этой группы шла в направлении приспособления к паразитизму и, естественно, постоянного сужения круга питающих растений, иными словами — по пути все более и более узкой специализации.

Мы склонны полагать, что эволюция ныне существующих видов или группы близких видов мучнисто-росяных грибов (это приложимо и к многим другим паразитным грибам) протекала на более или менее строго определенных питающих растениях. Эволюцию видов *Erysiphaceae* совершенно невозможно оторвать от растений-хозяев и рассматривать обособленно от питающего субстрата. В связи с этим следует признать происхождение видов *Erysiphaceae* от сапрофитных предков, развивавшихся на широком круге питающих растений. Надо думать, что первым признаком, обеспечившим появление современных *Erysiphaceae*, является приспособление к получению необходимой влаги из тканей растения в начальной степени паразитизма. С появлением этого признака началось и обособление отдельных форм физиологически, т. е. их специализация, впоследствии прогрессирующая и вылившаяся в современную приуроченность видов и форм к строго определенным растениям-хозяевам. Видовая дифференциация, видимо, протекала в пределах многоядных видов, впоследствии оказавшихся сборными. Такая дифференциация широко осуществляется в этой группе и в настоящее время и не только усилиями исследователей, находящих новые признаки для обособления видов, но и в естественных условиях.

Для нас совершенно несомненен факт обособления самостоятельных, хорошо различимых физиологически и морфологически видов через разнообразие вида, с его часто многочисленными специализированными формами. Этот процесс видообразования совершается и ныне и может быть с большой наглядностью показан среди многочисленных видов *Sphaerotheca*, *Microsphaera*, *Uncinula*, *Phyllactinia* и в других родах. Нет сомнения в том, что обособленные виды возникают в результате выпадения среди богатых формами видов промежуточных форм с образованием разрыва (гиатуса) между формами крайними, становящимися, таким образом, хорошо различимыми не только физиологически, но и морфологически.

Важно здесь подчеркнуть, что все эти процессы формо- и видообразования протекают в постоянно изменяющихся условиях внешней среды,

когда параллельно с естественной, наследственной изменчивостью организмов, обеспечивающей разнообразие индивидуумов, наблюдается и процесс приспособления организмов к условиям климатическим, особенно к условиям температуры, влажности, инсоляции и т. д.

Эволюция этой группы и в настоящее время идет интенсивно, о чем говорят многочисленные факты совершенно бесспорного формо- и видообразования. В этом отношении наибольший интерес представляет род *Leveillula*, несомненно самый молодой из всех *Erysiphaceae*, находящийся в фазе становления и обособления многочисленных видов и форм.

С точки зрения оценки приспособительных признаков *Erysiphaceae* пристальное внимание привлекает к себе их вегетативная часть — грибница. По положению грибницы относительно субстрата с большой уверенностью можно говорить о приспособленности того или иного вида к паразитному питанию, с одной стороны, и с другой — о тех экологических условиях, в которых шла эволюция вида. В этом отношении род *Leveillula*, отличающийся значительно от прочих *Erysiphaceae* по положению грибницы и, естественно, по условиям местообитания, нам представляется одним из наиболее интересных среди всех мучнисто-росяных грибов.

Говоря о приспособительном характере первичного эндофитного мицелия у видов *Leveillula*, который мы рассматриваем в качестве вторичного признака для семейства *Erysiphaceae* в целом, возникшего в условиях сухого и жаркого климата, нельзя здесь не отметить, что в отдельных случаях и эпифитный — вторичный мицелий также обнаруживает довольно характерные признаки приспособления к условиям высокой инсоляции и сухости, типичным для мест обитания представителей этого рода.

У подавляющего большинства видов *Leveillula* поверхностный мицелий образует белый налет, мало чем, кроме плотности и обилия, отличающийся от налета прочих *Erysiphaceae*. Но в отдельных случаях (особенно это характерно для форм, развивающихся на *Asclepias curassavica*, *Satureja* и некоторых других) налет с самого начала его развития на поверхности органов питающего растения приобретает буроватую окраску или буреет уже к старости. И, наконец, следует обратить внимание на еще одну любопытную особенность видов *Leveillula*. У форм на *Thevenotia*, *Satureja*, *Asclepias curassavica* и многих других налет грибницы очень слабо развит или почти или полностью отсутствует. Заметный невооруженным глазом налет на листьях часто образован только конидиеносцами с конидиями или клейстокарпиями в более поздний период развития. Эти случаи наводят на мысль о возможных путях эволюции видов *Leveillula* в направлении утраты вторичного поверхностного мицелия.

В отдельных случаях это может обусловить и утрату сумчатой стадии с переходом к размножению только в гаплоидном состоянии. Уже в настоящее время такие формы имеются у ряда видов *Oidiopsis*, как *Oidiopsis sicula* и другие и, может быть, у других видов *Erysiphaceae*, у которых клейстокарпии отсутствуют.

И, наконец, нельзя упускать из виду еще один случай последующей эволюции *Leveillula* — это сохранение зимующего мицелия в вегетативном состоянии в тканях зимующих листьев, что вполне возможно и несомненно имеет место на многолетних растениях в условиях безморозных зим в некоторых районах Средиземноморья.

Высказанные предположения подтверждаются довольно большим количеством наблюдений за развитием некоторых *Erysiphaceae* в условиях субтропиков и тропиков, где, как правило, отмечается обильное разви-

тие конидиальной стадии у ряда видов и почти полное отсутствие или во всяком случае редкая встречаемость клейстокарпиев (Abbott, 1952). В условиях умеренного климата мы сталкиваемся с явлением обратного характера, когда клейстокарпии развиваются постоянно и в значительном обилии, а конидиальные стадии, наоборот, менее обильны или редки

Бесполое размножение

Вторым, характерным для *Leveillula* признаком, как уже было замечено выше, является строение конидиеносцев и форма и размеры конидий. Конидиеносцы и конидии у *Leveillula* в значительной степени отличаются от подавляющего большинства прочих *Erysiphaceae* и сходны в значительной мере с таковыми же у видов *Phyllactinia*.

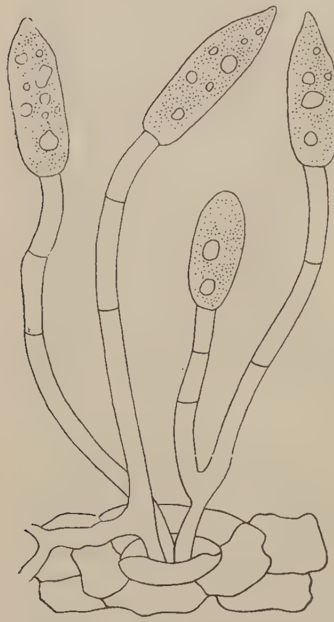


Рис. 2. Конидиеносцы и конидии *Leveillula compositarum* Golov. f. *crupinae* Golov.

Для *Leveillula* характерен конидиальный тип, описанный среди гифомицетов как тип *Oidiopsis* (рис. 2).

В отличие от всех остальных *Erysiphaceae*, конидиеносцы у *Leveillula* всегда возникают на эндофитном мицелии и в качестве плодоносящих ветвей этого последнего выходят из тканей листа наружу через устьица. Конидиальные ветви всегда в достаточной степени отличаются от вегетативного мицелия по характеру роста, форме и строению. Обычно они удлиненные (200—700 μ длиной) и состоят из 3—4 клеток. Конидиеносцы могут быть простыми или иногда, особенно от основания, более или менее разветвленными, прямыми или слегка изогнутыми. Выход на поверхность питающего растения вторичной, поверхностной грибницы всегда связан с развитием конидиеносцев. От основания последних и отходят ветви мицелия, образующего затем более или менее обильный поверхностный налет, характерный для видов этого рода. Конидиальный тип *Oidiopsis*, как сказано, морфологически близок к *Ovulariopsis* — конидиальному типу, характерному для *Phyllactinia*. Существенным отличием здесь является то, что конидиеносцы у *Ovulariopsis* (*Phyllactinia*) всегда образуются на эпифитном мицелии, стелющемся по поверхности органов питающего растения, в то время как конидиеносцы у *Oidiopsis* всегда образуются на эндофитном мицелии, выходят наружу через устьица и сами образуют вторичную, поверхностную грибницу в виде ветвей, отходящих от основания конидиеносцев.

Образование конидиальных спороношений во всех известных до настоящего времени случаях для этого рода описывается только на эндофитном — первичном мицелии при выходе конидиеносцев небольшими пучками через устьица. При этом от основания конидиеносцев отходят ветви, развивающиеся затем в поверхностный — вторичный мицелий. И только Уппал, Камат и Пател (Uppal, Kamat a. Patel, 1936) описывают единственный случай развития конидиеносцев (на *Dolichos lablab*) на вторичном — эпифитном мицелии, что характерно для конидиального

типа *Ovulariopsis*, а не для *Oidiopsis*. Если эти материалы подтвердятся в последующем, то тем самым будет сглажено существенное различие между этими двумя типами конидиальных спороношений в семействе *Erysiphaceae*.

Сальмон (Salmon, 1905) описывает конидии или как цилиндрические с закругленными концами, 50—80×12—20 μ, или чаще овальные, продолговатые или полуцилиндрические, часто к концам суженные и более или менее остроконечные, 35—82×13—23 μ. В отдельных случаях им указываются широко продолговатые конидии, 38—60×20—28 μ. Реже они могут быть мелкие, удлиненные или округлые, только 22—32××13—16 μ.

Сальмон предполагает, что большое разнообразие в размерах и форме конидий на одном и том же растении может зависеть от положения конидий на конидиеносце. Первые конидии, образующиеся на главных ветвях, по Сальмону, вероятно, отличаются от последующих, развивающихся на тех же конидиеносцах или на их боковых ветвях. Кроме того, различия могут быть обнаружены у конидий, развивающихся на ветвях конидиеносцев первого или второго порядка. Скалиа (Scalia, 1902) обратил внимание, что первичные конидии (в диагнозе вида *Oidiopsis gigasporum*) обычно вытянутые, на вершине суженные и у основания усеченные. Вторичные же конидии цилиндрические и на обоих концах закругленные — неправильно овальные.

Мэр (Maire, 1905) описывает конидии цилиндрические или удлиненно цилиндрические, яйцевидно-продолговатые, на обоих концах притупленные или на вершине вытянутые, 50—70×15—18 μ. Им в пределах вида *Erysiphe taurica* различаются по этим признакам var. *Duriaei* с мелкими конидиями — 38—45×14—18 μ на *Phlomis herba-venti* и *Ph. pungens* и var. *Zygophylli*, с продолговато-цилиндрическими конидиями, 57—72×13—14 μ на *Zygophyllum fabago*.

Сальмон не соглашается с Мэром и считает выделение этих разновидностей необоснованным, так как на разных образцах одних и тех же растений конидии варьируют в форме и размерах в пределах обеих разновидностей. Кроме того, и на других растениях были найдены совершенно сходные конидии.

Сальмон указывает, что впервые разнообразие в форме и строении, а также в размерах конидий было им обнаружено на образце только с конидиальной стадией, присланном проф. Ундервудом (Underwood) из гербария Колумбийского университета и заэтикетированном *Oidium obductum* Ell. et Lang. f. *mimuli* E. et. L. на *Mimulus glutinosus* Berk, из Калифорнии. Вначале по форме конидий Сальмон предположил наличие нового вида *Oidiopsis*, впервые отмеченного для Америки и эндемичного для этой страны, отличающегося от видов Старого Света. Однако затем сходные по форме и размерам конидии им были обнаружены на образцах из Европы и Африки в 3 случаях — на *Daucus maximus* — из Греции, на *Chondrilla juncea* — из Венгрии и на *Foeniculum vulgare* — из Алжира.

Кстати здесь отметить, что на *Daucus maximus* Фуккель (Fuckel, 1871) описал новый вид *Erysiphe lanuginosa*, несомненно принадлежащий к *Leveillula*.

Современные материалы, основанные на изучении большого количества форм сборного вида *L. taurica*, позволяют оценить разнообразие и изменчивость конидий этого вида (о чем говорили многие авторы, в том числе Сальмон, Мэр и в последнее время Ячевский, Блумер и др.) несколько с иной стороны, чем это было освещено ранее.

Прежде всего следует подчеркнуть своеобразие конидиальной стадии у *Leveillula* при наличии длинных и вместе с тем часто разветвленных многоклеточных конидиеносцев, всегда отходящих от эндофитной грибницы и выходящих на поверхность через устьица. Сходные по строению конидиеносцы среди прочих *Erysiphaceae*, как было сказано, можно наблюдать только у видов *Phyllactinia* (*Ovulariopsis*).

Конидии у *Leveillula* всегда возникают на вершине конидиеносцев и, как правило, одиночно. В этом отношении конидиальная стадия типа *Oidiopsis* сходна в известной мере и с типом *Pseudoidium*. Цепочек конидий на конидиеносцах у *Leveillula* нам наблюдать не приходилось, хотя Скалиа описывает образование цепочек конидий для *Oidiopsis sicula* на *Asliepias curassavica* и для *Oidium gigasporum* на *Ballota rupestris*. Конидиеносцы функционируют довольно длительный срок, и взамен первой конидии, спадающей при созревании с конидиеносца, на вершине последнего формируется из маточной клетки новая, вершинная, но уже в этом случае вторичная конидия.

Возникновение последовательно на вершине конидиеносца нескольких конидий впервые было подмечено Сорокиным (Sorokin, 1889) и затем подтверждено рядом других исследователей.

Первичные конидии, формирующиеся из верхней клетки конидиеносца с самого начала его развития, всегда значительно отличаются от вторичных конидий, образующихся затем на том же самом конидиеносце при последующих делениях его верхней, маточной клетки. Различия эти заключаются прежде всего в форме конидий, что обнаруживается постоянно и достаточно наглядно. Кроме того, хотя и в меньшей степени, различия заключаются и в величине конидий. Этот факт — своеобразие первичных, вершинных конидий у *Leveillula* и их отличия от вторичных, образующихся впоследствии на том же конидиеносце, — впервые с особенной подчеркнутостью был отмечен Ячевским (1927). Многие другие авторы не придавали значения этим различиям и по этой причине описывали конидии у разных представителей *Leveillula* как очень изменчивые, непостоянные образования, варьирующие по форме и величине на одном и том же растении и вместе с тем повторяющиеся в сходном или даже однообразном виде на образцах разных, нередко далеко не родственных растений.

В литературе нет недостатка в попытках описать новые виды и разновидности в пределах *Leveillula* на разных растениях, в основном по признакам своеобразия формы или величины конидий или в других случаях по признаку образования своеобразного налета грибницы и т. д. Это говорит о том, что попытки сравнить признаки гриба, развивающегося на разных растениях, были достаточно многочисленными и вместе с тем различными. Однако во всех имеющихся диагнозах неизменно приводятся суммарные описания конидий, без каких-либо попыток различать среди них первичные и вторичные. Нам не известно ни одной работы, где бы авторы уделили должное и нужное внимание сравнительному изучению первичных и вторичных конидий. Именно это обстоятельство и является той основной причиной, по которой конидии у *Leveillula taurica* характеризовались как изменчивые и разнообразные по форме и величине на одном и том же образце и вместе с тем сходные (несомненно по причине их большого разнообразия) на образцах растений, нередко принадлежащих к разным семействам.

Основным типом конидиального спороношения у мучнисто-росяных грибов несомненно является тип *Euoidium*, с образованием цепочек конидий, где самая верхняя конидия будет самой первой по времени

возникновения. Как показали материалы сравнительного изучения всех типов конидиальных спороношений *Erysiphaceae*, все они несомненно имеют происхождение от *Euoidium* и связаны с этим примитивным типом рядом переходов. Даже такие типы, как *Oidiopsis* и *Ovulariopsis*, значительно уклонившиеся от *Euoidium*, еще сохранили черты этого последнего типа. Как показывают наблюдения некоторых авторов, и у *Oidiopsis*, и у *Ovulariopsis*, и тем более у *Pseudoidium*, в отдельных случаях удается обнаруживать развитие цепочек конидий.

Вершинные конидии, впервые формирующиеся на конидиеносце, образуются свободно из верхней клетки, и форма этой первой конидии во всех случаях и у всех типов конидиальных спороношений *Erysiphaceae* будет отличаться от формы конидий, последовательно возникающих на том же конидиеносце. Чем совершеннее тип конидиального спороношения, тем резче и наглядней обнаруживаются эти различия в форме и других признаках первичных и вторичных конидий. Даже в наиболее примитивном типе *Euoidium*, как показали наблюдения, всегда можно отличать первичные, вершинные конидии от вторичных, последовательно развивающихся на том же конидиеносце. В частности, нам удалось это обнаружить у *Sphaerotheca macularis* Jacz. на *Comarum*, у *Sph. fuliginea* Poll. на *Xanthium* и в некоторых других случаях. Другое дело, что в случаях формирования цепочек конидий не всегда можно на образцах обнаружить первичные конидии. Однако когда они имеются, т. е. когда в распоряжении исследователя находится материал с начальной стадией развития мучнистой росы, эти различия сравнительно легко установить. Если это удается сделать для конидиальных форм типа *Euoidium*, то тем более это доступно для таких типов, как *Ovulariopsis* и *Oidiopsis*. Наши исследования, проведенные на очень большом материале по сборному виду *Leveillula taurica*, во всех случаях без исключения позволили обнаружить первичные конидии, охарактеризовать их форму и сравнить форму и размеры первичных конидий у разных видов *Leveillula*. Величина и особенно форма первичных конидий и отношение длины конидий к их ширине, как это удалось установить, постоянны и характерны для более мелких, чем род, систематических единиц, таких, как секция и вид, и являются хорошими систематическими признаками в совокупности с другими, рельефно очерчивающими отдельные виды рода *Leveillula*.

В конидиальном типе *Oidiopsis*, характерном для рода *Leveillula*, мы различаем шесть хорошо отличающихся друг от друга групп конидий. В основу этих различий мы положили три признака: форму конидий, их величину и отношение длины конидий к их ширине (рис. 3).

1. Конидии, характерные для секции *Cingospora*, с двумя поясковидными утолщениями вблизи обоих концов, как верхнего, так и нижнего. При подсыхании и некотором спадении контуров таких конидий эти поясковидные утолщения хорошо видны. Форма таких конидий, как правило, цилиндрическая, с закругленными концами или с суженным верхним концом и закругленным основанием.

2. Цилиндрические конидии, характерные для секции *Cylindrospora*. Отличительными особенностями для этой формы является наличие конидий с параллельными или почти параллельными продольными стенками. На концах такие конидии либо закругленные, либо слегка конически сужены.

3. Ланцетовидные крупные конидии, характерные для секции *Macrospora*. Конидии несколько (часто значительно) шире в нижней части и постепенно или нередко более или менее резко суживающиеся к вершине, типичной ланцетовидной формы или слегка уклоняющиеся от

ланцетовидной до эллипсоидальной. В некоторых случаях конидии, сохраняя ланцетовидную форму, могут медленно расширяться кверху и вновь более или менее резко быть суженными в верхней части. По величине конидии крупные, длиной до 70—80 μ и шириной до 21—31 μ. Отношение длины конидий к ширине в среднем от 2.4 до 3.6.

4. Ланцетовидно-удлиненные конидии, характерные для секции *Longispora*. Эта форма конидий хорошо отличается от всех остальных тем, что здесь при большой длине конидий (до 72—80 μ или иногда 111 μ) их ширина не превышает 24 μ, а в ряде случаев только 8—10 μ. Таким образом, средние отношения длины конидий к их ширине здесь больше, чем в предыдущем случае, и в среднем характеризуются цифрами 3.1—4.5.

5. Ланцетовидные мелкие конидии, характерные для секции *Microspora*. По форме конидии этого типа походят на конидии секции *Macrospora*. Но как по длине, так и по ширине они значительно мельче — не длиннее 68 μ и не шире 28 μ. Средние отношения длины к ширине здесь близки к таковым же секции *Macrospora* —3.1—4.2.

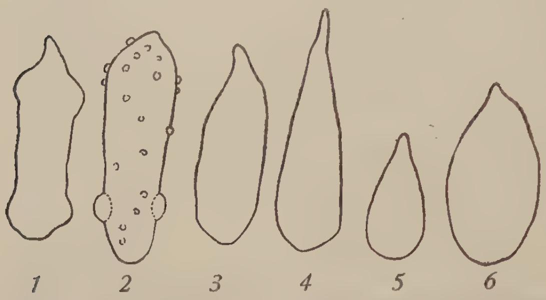


Рис. 3. Типы первичных конидий, характерных для секции рода *Leveillula*. 1 — *Cingospora*; 2 — *Cylindrospora*; 3 — *Macrospora*; 4 — *Longispora*; 5 — *Microspora*; 6 — *Ovospora*.

6. Лимоновидные или почти яйцевидные конидии, характерные для секции *Ovospora*. Это своеобразные, очень широкого диаметра конидии, 38—55 μ длиной и 18—26 μ толщиной, со средним отношением длины к ширине 2.2.

Мы глубоко уверены в том, что последующее изучение морфологических признаков видов *Leveillula* позволит обнаружить и другие признаки, важные с точки зрения их приспособительного значения, а также для систематики. В частности, обращает на себя внимание некоторая особенность в химическом составе оболочек конидий. В ряде случаев количество взбухающих участков в оболочке очень велико, в других, наоборот, количество этих участков сравнительно невелико, но взбухающие участки очень крупные, то редко и беспорядочно рассеянные, то скученные. Видимо, это пектиновые вещества, которые при внимательном их изучении могут оказаться характерными для отдельных видов. Кстати сказать, такие взбухающие во влажных условиях участки оболочек обнаруживаются не только в конидиях, но и в конидиеносцах, в поверхностном мицелии и в придатках. Они более или менее обильны, отличаются величиной и расположением. Во всяком случае изучение разнообразия конидий с этой стороны несомненно расширит наш кругозор относительно систематических и приспособительных признаков видов и форм *Leveillula*.

В отличие от прочих родов *Erysiphaceae*, виды которых в основном характеризуются строением клейстокарпиев и их придатков, количеством сумок в плодовом теле и другими признаками, относящимися к клейстокарпиям, причем конидиальные спороношения в этих случаях или совсем не принимаются во внимание, или им отводится подчиненная роль, виды в пределах рода *Leveillula* удается отличать друг от друга главным образом по конидиальной стадии. Величина клейстокарпиев и их строение, структура придатков и прочее в этом случае имеют значение как систематические признаки дополнительного характера.

ПОЛОВОЕ РАЗМНОЖЕНИЕ

Клейстокарпии почти всегда погружены в плотное войлочное сплетение поверхностной, вторичной грибницы, крупные, 105—250 μ в диаметре, при высыхании резко сверху вдавленные, как правило, чашкообразные. Клеточная структура перидия в большинстве случаев нечеткая, клетки очень толстостенные, 13—17 μ в диаметре (по Фоэксу) (рис. 4).

Форма плодовых тел — клейстокарпиев — у *Leveillula* несколько необычная и отличается от всех других *Erysiphaceae*, за исключением *Erysiphe graminis*. Клейстокарпии у *Leveillula* всегда на вершине заметно вдавленные, чашковидные (пецицоидные). Подобного характера форма зрелых клейстокарпиев находится в связи с различиями в строении клеток, слагающих оболочку плодового тела.

Рис. 4. *Leveillula leguminosarum* Golov. f. *astragali*. Клейстокарпий и сумки со спорами.

Неравномерное распределение толстостенных и тонкостенных клеток в оболочке плодового тела известно у многих мучнисто-росяных грибов, причем у видов *Podosphaera*, *Microsphaera*, *Uncinula*, *Phyllactinia* тонкостенные клетки сосредоточены у основания плодовых тел, вследствие чего клейстокарпии при их подсыхании и неравномерном сокращении разных частей оболочки оказываются вдавленными в нижней своей части. Это обстоятельство обеспечивает отрыв плодовых тел от материнской грибницы и опадение клейстокарпиев с субстрата, на котором они образовались. Опадению клейстокарпиев, освободившихся от прикреплявшей их к субстрату грибницы, способствуют обычно гигроскопические придатки особой структуры.

У *Leveillula* тонкостенные клетки в оболочке плодовых тел расположены в верхней части клейстокарпиев, в силу чего, естественно, при подсыхании оболочки и неодинаковом сокращении слагающих ее клеток эта верхняя часть оказывается заметно вдавленной, обусловливая своеобразную, чашковидную форму клейстокарпиев.

Раскрытие плодовых тел у *Leveillula* происходит так же, как и у других *Erysiphaceae*, т. е., под давлением внутреннего содержимого клейстокарпиев в период впитывания влаги и ферментации запасных веществ, происходит разрыв оболочки по экватору клейстокарпия. Верхняя часть оболочки сталкивается увеличивающимися в размерах сумками на сторону, и верхняя часть сумок обнажается. Наблюдения над некоторыми видами *Leveillula* показывают, что после освобождения сумок и их опадения, верхняя часть оболочки может вновь стать на прежнее место. Такие опустевшие клейстокарпии, с явными признаками разрывов в оболочке, мы наблюдали многократно при просмотрах перезимовавших клейстокарпиев на листьях и других частях растений. Однако такое раскрытие

клейстокарпиев, являясь обычным, встречается, видимо, не у всех видов. Так, у *Leveillula thevenotiae* на *Thevenotia persica* и *Th. scabra* обнаружена способность оболочки разрываться с вершины на 4—5 лопастей, отгибающихся затем на стороны. В нижней своей части оболочка сохраняется без разрывов, и здесь остаются прикрепленными достаточно прочно сумки, которые не выдавливаются из полости клейстокарпия, будучи прочно склеенными друг с другом, в отличие от прочих видов *Leveillula*. Таким образом, раскрытие клейстокарпиев несколько напоминает обнажение гименея у *Phacidiales* (рис. 5).

Придатки у *Leveillula* отходят от нижней части клейстокарпия, многочисленные, бесцветные или коричневые, простые или неправильно

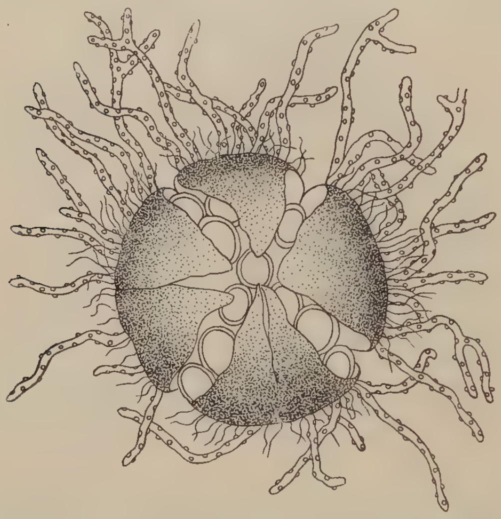


Рис. 5. *Leveillula thevenotiae* Golov. Разрыв оболочки клейстокарпия.

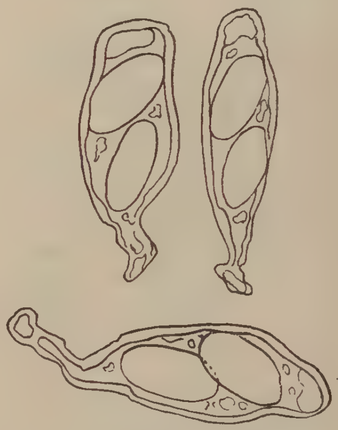


Рис. 6. *Leveillula bignoniacearum* Golov. f. *incarvilleae*. Сумки со спорами.

разветвленные, извилистые или коленчато изогнутые, переплетающиеся друг с другом и с грибницей, иногда рудиментарные, однако в подавляющем большинстве случаев хорошо развитые. Интересно отметить, что Магнус (Magnus, 1899) на основании значительных и своеобразных разветвлений придатков одну из форм *Leveillula* на *Acanthophyllum* описал как *Microsphaera Bornmulleriana*.

При подробном изучении многочисленных форм *Leveillula taurica* на большом количестве разнообразных питающих растений, естественно, обращалось внимание на различные морфологические признаки, которые могли бы дать возможность отличать одни формы от других. В строении клейстокарпиев, форме и структуре придатков, сумок и проч. достаточно стойких признаков обнаружить нам не удалось. Следует только отметить, что величина клейстокарпиев варьирует у разных форм довольно значительно и этот признак может и должен быть принят во внимание при разграничении видов как признак дополнительный.

Здесь следует отметить, что величина клейстокарпиев прямо пропорциональна величине конидий. Как правило, виды, характеризующиеся крупными конидиями, имеют одновременно и большой диаметр клейстокарпиев, и наоборот.

Сумки всегда в большом числе, от 7 до 40, эллипсоидальные, цилиндрические, удлиненно-яйцевидные или неправильные от взаимного давления, часто с более или менее ясно выраженным перехватом в верхней части, 80—100 μ длиной и 27—50 μ шириной, на хорошо заметных, иногда удлиненных ножках (рис. 6).

Споры, как правило, по 2 в сумке, редко 3 или только 1, эллипсоидальные, иногда несколько согнутые, крупные, 25—40×15—20 μ.

ЭКОЛОГИЯ И РАСПРОСТРАНЕНИЕ

Эндофитизм у *Leveillula* Сальмон (Salmon, 1905) рассматривал как примитивный признак. В свою очередь Арно (Arnaud, 1921) рассматривал род *Leveillula* как наиболее примитивный из всех *Erysiphaceae*, приближающийся по строению перидия клейстокарпиев к *Parodiopsideae*.

Более поздние авторы не разделяют взглядов Сальмона и Арно и рассматривают род *Leveillula* как приближающийся по морфологическим признакам к *Erysiphe* и имеющий относительно *Erysiphe* более позднее происхождение, и, вероятней всего, от *Erysiphe*. Все без исключения виды *Leveillula* являются южными, распространенными главным образом в области Средиземноморья и заходящими на восток до Индии. Некоторые формы известны из Техаса, Калифорнии, Аргентины. Многие формы распространены по северной части Африки и на Канарских островах. Происхождение видов и форм *Leveillula* несомненно связано со Средиземноморской областью, с ее сухим и теплым климатом и высокой инсоляцией, приспособления к которым, особенно в виде уходящего в ткани растения мицелия, и являются характерными для *Leveillula* признаками.

В условиях Центральной Европы формы *Leveillula* немногочисленны и встречаются почти исключительно в конидиальной стадии. Блумер (Blumer, 1933) при обзоре мучнисто-росяных грибов Средней Европы указывает сборный вид *Leveillula taurica* на 24 видах питающих растений. Интересно подметить, что в материалах Блумера клейстокарпии полностью отсутствовали. Ему в центральной Европе не удалось ни в одном случае обнаружить клейстокарпии. Видимо, во всех случаях встречаемость этих форм в центральной Европе связана с ежегодным заносом воздушными течениями спор этих форм из более южных районов.

Ячевский (1927) описывает для сборного вида *Leveillula taurica* 85 форм на 85 родах питающих растений, входящих в состав 28 семейств. В настоящее время количество форм *L. taurica* значительно возросло и известно на растениях, принадлежащих к 41 семейству. В пределах Советского Союза виды *Leveillula* наиболее широко распространены в среднеазиатских республиках, где обнаружено более 140 форм, паразитирующих на весьма разнообразных растениях. На север формы *Leveillula* заходят до Воронежской области и встречаются в небольшом составе по среднему Поволжью. Имеются недостаточно проверенные сведения о захождении некоторых форм в Сибирь.

Наблюдения показывают, что все виды и формы *Leveillula* теплолюбивы и требуют для развития значительного времени. Инкубационный период при благоприятных условиях тепла здесь определяется не менее чем в 7 дней, в то время как для прочих *Erysiphaceae*, имеющих эпифитный мицелий, он в ряде случаев сокращается до 3—4 и даже 2 дней. При меньшем количестве тепла инкубационный период у *Leveillula*, видимо, может значительно удлиняться и достигает, как это известно для других грибов с эндофитным мицелием, 15—20 и больше дней.

В связи с этим становится понятным позднее появление видов *Leveillula*, которые, как правило, приурочены в своем развитии ко второй половине лета или ближе к осени. В подавляющем числе случаев зрелые клейстокарпии обнаруживаются не раньше сентября-октября, а в ряде случаев и в октябрьских и даже в ноябрьских сборах на юге (в Средней Азии, в Иране) имеются еще не вполне вызревшие сумки.

Обнаружение *Leveillula* в первую половину лета — случай редкий. Обращает на себя внимание исключительный факт нахождения в Средней Азии *Leveillula* на *Medicago sativa* в середине апреля и иногда даже в марте, правда, как и следовало предполагать, только в конидиальной стадии.

Что касается весьма существенного вопроса о специализации видов и форм *Leveillula*, то здесь мы не имеем достаточных экспериментальных материалов для суждения о их приуроченности к определенным растениям-хозяевам, как это известно для многих других *Erysiphaceae*.

Такого характера работы, насколько нам это известно, проводились только в отдельных случаях. Следует отметить, что на основании этих исследований (Uppal, Kamat a. Patel, 1936) можно утверждать (учитывая, естественно, и отрывочность таких данных), что имеющиеся достаточно прочные сведения относительно узкой специализации мучнисто-росяных грибов еще раз нашли свое подтверждение и в экспериментах с формами *Leveillula*.

Вместе с тем мы полагаем, что при широких работах по изучению специализации форм *Leveillula* могут быть получены материалы, говорящие о возможности заражения одной и той же формой *Leveillula* разных питающих растений, в той или иной степени родственно близких. Такие случаи вполне возможны, и мы их допускаем a priori, не имея для того экспериментальных обоснований. Дело в том, что, как об этом уже было сказано, род *Leveillula* является одним из самых молодых в пределах семейства *Erysiphaceae*. В пределах этого рода в настоящее время интенсивно протекают процессы формо- и видообразования, в связи с чем и биологическая специализация этих видов и форм находится еще в стадии становления. Появление в природе многочисленных новых форм, обнаруживаемое по заражению новых питающих растений, отмечалось многократно и довольно широко в пределах ареала этого рода. Это с несомненностью подчеркивает отсутствие еще узкой специализации в пределах отдельных видов и форм. При этом возможны случаи, когда такими вариабильными и распадающимися на новые специализированные формы могут оказаться только некоторые сборные виды, может быть, представляющие исключение из общего правила.

Судя по аналогии с другими мучнисто-росяными грибами, можно с полным правом утверждать, что в пределах рода *Leveillula* несомненно существуют специализированные виды и формы, что подтверждается и проведенными, хотя пока немногочисленными экспериментами и особенно наблюдениями в природных условиях, и вместе с тем имеются и сборные виды, и расщепляющиеся формы, находящиеся в стадии образования форм специализированных.

Однако следует указать и на некоторую особенность паразитных грибов, способных заражать некоторый более или менее широкий круг питающих растений. Во многих случаях виды и формы мучнисто-росяных грибов, виды и формы ржавчинных и головневых грибов могут встречаться постоянно на определенных растениях, являющихся их основными растениями-хозяевами. Кроме того, эти же виды и формы в условиях искусственного эксперимента, а иногда и в естественных условиях

способны заражать и некоторые другие растения, которые в этих случаях оказываются побочными и в известной степени случайными питающими растениями. Этот факт был доказан для *Erysiphe horridula* и некоторых других видов мучнисто-росяных, для *Puccinia graminis* и других видов ржавчинных, для *Ustilago tritici*, *Urocystis agropyri* и других.

СИСТЕМАТИКА РОДА

До последнего времени род *Leveillula* считался монотипным, с единственным видом *Leveillula taurica* Arn.

Ячевский (1927), разбивая вид *L. taurica* на ряд специализированных форм, подчеркивает, что многие из этих форм лучше бы рассматривать как самостоятельные виды. Блумер (Blumer, 1933) в свою очередь отмечает, что указанный вид при ближайшем его рассмотрении должен быть разбит на большое число хорошо отличимых по морфологическим признакам видов.

При исследовании различных форм *L. taurica* на разных питающих растениях мы обратили внимание на характерные признаки в виде формы и величины первичных конидий, которые оказались постоянными и доступными изучению, давая в совокупности с признаками иных структур прочные основания для разграничения видов.

О характерных особенностях в строении первичных конидий говорили многие авторы, в том числе Сальмон, Ячевский и другие. Однако эти особенности для разграничения видов в пределах монотипного рода использованы не были. В частности, в последней сводной работе Блумера по *Erysiphaceae* Средней Европы (Blumer, 1933) конидиальные спороношения у *Leveillula* остались очень слабо освещенными. Автор дал характеристику конидий в совокупности, не различая первичных и вторичных. В рисунках, имеющихся у Блумера, изображена только одна первичная конидия, среди нескольких вторичных, без указания на их различия и происхождение.

При изучении рода *Leveillula*, после того как были уловлены достаточно характерные признаки в строении первичных конидий, нам пришлось для обоснования различий видов и форм прибегнуть к биометрическому методу с промерами длины и ширины конидий, вычислениям отношений между этими величинами для 200 конидий по каждой форме.

Исследования показали, что наиболее характерные материалы дают первичные конидии с их строго фиксированной формой и относительно постоянной величиной.

Вторичные конидии более изменчивы по форме и величине. Однако при значительном варьировании в форме вторичных конидий на одном и том же питающем растении и при сходстве в форме вторичных конидий (в силу их значительной вариабильности) на разных, часто далеко отстоящих друг от друга растениях, величина конидий и отношение длины их к ширине остаются относительно постоянными, близкими к соответствующим показателям для первичных конидий, хотя и с несколько бо́льшими уклонениями.

Повидимому, особенно учитывая факт редкой встречаемости первичных конидий, тем более на образцах поздних сборов, вполне возможно для практического использования проводить промеры как первичных, так и вторичных конидий, но на большем их количестве. Вместе с тем обязательным является описание формы первичных конидий, поскольку этот признак наиболее важный и устойчивый.

Изучение клейстокарпиев дало также довольно интересные результаты. Величина клейстокарпиев почти во всех случаях оказалась пропорциональной величине конидий. Придатки клейстокарпиев, форма сумок и прочее у разных форм оказались признаками изменчивыми, и каких-либо особенностей для характеристики видов и форм здесь уловить нам не удалось.

В ряде случае при анализах материалов биометрических измерений конидий мы обратили внимание еще на одно обстоятельство, которое несомненно имеет значение для систематики рода и которое обязательно следует иметь в виду при экспериментальных работах по выяснению специализации форм и видов. Дело в том, что при построении кривых изменчивости величины конидий, вместо обычной и естественной одновершинной кривой для некоторых форм оказывалась типичной двувершинная кривая, а в отдельных, сравнительно редких случаях вырисовывалась не совсем ясная третья вершина. Это обстоятельство, как мы полагаем, указывает на то, что некоторые питающие растения могут быть хозяевами не одной, а двух, а может быть, и трех форм.

Такую возможность подтверждают и другие материалы, на основании которых вполне обоснованно можно утверждать, что на некоторых растениях-хозяевах развиваются формы, способные к заражению не одного растения-хозяина, а нескольких. Вполне допустимо предположить и возможность гибридизации таких форм на одном и том же растении и появление расщепляющихся в последующем гибридов с неустойчивыми наследственными свойствами.

Мы можем с уверенностью утверждать, что формо- и видообразование в пределах этого рода идет и в настоящее время. Об этом говорят многочисленные случаи обнаружения типичных форм *Leveillula* на многих растениях, которые ежегодно и в разных экологических условиях регистрируются в качестве новых питающих растений для этого рода. Как правило, это не новая находка того, что давно существовало в природе, а, во многих случаях, факты несомненного освоения некоторыми видами нового для них субстрата. Особенно наглядно это обнаруживается для некоторых, довольно многих культурных растений, как, например, картофель, подсолнечник, хлопчатник, кунжут, маш, тыква и другие, на которых сроки появления (именно появления, а не обнаружения) *Leveillula* могут быть указаны совершенно точно, равно как могут быть указаны и территории, где это имело место.

Однако на основании этих фактов было бы ошибочным полагать, что виды и формы *Leveillula* уклонились от общего пути эволюции грибов в целом, и в частности *Erysiphaceae*, и оказались многоядными, способными заражать широкий круг питающих растений. Это, конечно, не так. Более вероятно то, что мы наблюдаем в этих случаях интенсивно протекающий процесс формо- и видообразования, как одновременно и процесс становления форм и видов, многие из которых уже сейчас являются узко специализированными. Об этом процессе формо- и видообразования и становления форм и видов достаточно говорят ярко выраженные во многих случаях морфологические различия, хорошо улавливаемые при внимательных анализах.

Поверхностные наблюдения и недостаточно продуманные и не вполне тщательные эксперименты могут служить основанием для ошибочного предположения о широкой избирательной способности ряда видов и форм, находящихся в настоящее время в стадии расщепления с еще недостаточно установившейся приуроченностью к определенным растениям-хозяевам.

Во всяком случае экспериментальные исследования по специализации форм и видов *Leveillula* несомненно принесут много интересных данных. Эти исследования должны быть проведены и, надеемся, будут проведены в самые ближайшие годы.

По выяснению специализации форм *Leveillula* имеется только одна работа, проведенная в Индии Уппалом, Каматом и Пателом (Uppal, Kamat a. Patel, 1936). Авторы, обнаружившие новую разновидность *Oidiopsis taurica*, которую они назвали var. *macrospora*, на листьях *Dolichos lablab*, провели перекрестное заражение четырех видов растений — *Dolichos lablab*, *Cyamopsis psoraloides*, *Oxalis corniculata* и *Euphorbia geniculata*. Во всех случаях этого эксперимента заражения удавались только на том виде растения, с которого брались конидии для заражения. Конидии, перенесенные с одного вида растений на другой вид, не дали заражения ни в одном случае. Авторы праводят следующие данные (табл. 1), характеризующие итоги этих экспериментов.

Таблица 1

Заражаемые растения	Конидии, взятые с			
	Dolichos lablab	*Cyamopsis psoraloides*	*Oxalis corniculata*	*Euphorbia geniculata*
Dolichos lablab	5/4	14/0	5/0	8/0
Cyamopsis psoraloides .	7/0	13/11	5/0	9/0
Oxalis corniculata . . .	2/0	5/0	5/3	8/0
Euphorbia geniculata . .	2/0	9/0	3/0	9/7

Примечание. В числителе — количество подопытных растений и в знаменателе — количество заразившихся.

II. СПЕЦИАЛЬНАЯ ЧАСТЬ

Род **Leveillula** Arnaud

Arnaud, Annales des Epiphyties, 7 (1919—1920) 92; Saccardo, Syll. Fung. XXIV, Sectio I (1926) 226; Škorić, Erysiph. Croatiae in Ann. Exper. Forest. Zagreb, 1 (1926) 107; Ячевский, Мучн.-росян. гр. (1927) 396; Blumer, Erysiph. Mitteleur. (1933) 403.

Грибница двух типов — вначале исключительно эндофитная, распространяющаяся внутри тканей питающего растения в межклетных ходах тканей, главным образом листьев. Эндофитно простирающаяся грибница внутрь клеток питающего растения проникает в виде простых мешковидных присосков.

Развитие первичного эндофитного мицелия по внешним признакам на питающем растении обычно совершенно незаметно. В других случаях имеет место образование характерных пятен.

Через устьица от первичной грибницы на поверхность выступают конидиальные плодоношения в виде небольших (2—4) пучков удлиненных конидиеносцев, от основания которых затем отходят ветви сравнительно тонких гиф, развивающихся в экзофитную грибницу вторичного типа, простирающуюся широко по поверхности субстрата.

Вторичная, поверхностная, грибница прикрепляется к субстрату при помощи аппрессориев и образует (Foex, 1908—1909) в клетках эпидер-

миса мешковидные гаустории, сходные с таковыми же у эндофитной грибницы.

Поверхностная грибница обильно развивается, покрывая субстрат на значительном протяжении плотным войлокообразным налетом, как правило, сохраняющаяся, реже разрушающаяся. По морфологическим признакам поверхностная грибница отлична от грибницы эндофитной, будучи представлена более тонкими, эластичными, прямыми, слабо ветвистыми гифами, с всегда ровными, параллельно идущими стенками, в то время как эндофитная грибница более широкого диаметра, с довольно частыми и явно выраженными перехватами и перетяжками у перегородок, имеющая форму занимаемого ею пространства в межклетниках.

Конидиальная стадия *Oidiopsis* характерна образованием довольно длинных конидиеносцев, состоящих из 3 нормально развитых клеток, с 4-й клеткой, часто более короткой у основания, и 5-й клеткой, вершинной, одиночной конидией. Конидиеносцы в большинстве случаев простые или разветвленные, 200—700 μ длиной. Конидии всегда одиночные на вершине конидиеносцев, относительно разнообразные по форме и величине в общей совокупности у рода, но более или менее постоянные у отдельных видов. Первичные конидии у большинства представителей *Leveillula* ланцетовидной формы, более или менее резко суживающиеся к вершине и закругленные или слегка суженные у основания, крупные, 32—82 μ длиной (по Уппалу, Камату и Пателу на *Dolichos lablab* до 111 μ длиной), узкие или относительно широкие, иногда почти яйцевидные или лимоновидные, реже цилиндрические, с отношением длины к ширине от 1.3 до 6.55. Форма первичных конидий и отношение их длины к ширине постоянны для отдельных видов и достаточно характерны. Вторичные конидии, последовательно возникающие при делении маточной клетки после опадения первичных на тех же конидиеносцах, часто цилиндрические с закругленными концами или удлиненно-эллипсоидальные, изменчивые по форме и размерам у одного и того же вида.

Клейстокарпии погружены в войлочное сплетение поверхностной грибницы, крупные, 105—250 μ в диаметре, при высыхании резко сверху вдавленные, вплоть до чашкообразных. Клетки перидия в большинстве случаев плохо различимы (Foex, 1913), очень толстостенные, 13—17 μ в диаметре. Придатки, отходящие от основания клейстокарпиев, многочисленные, бесцветные или коричневые, простые или неправильно разветвленные, извилистые, коленчатые, переплетающиеся друг с другом и с грибницей, иногда рудиментарные. Сумки в большом числе в клейстокарпиях, от 7 до 40, эллипсоидальные, цилиндрические, удлиненно-яйцевидные или неправильные от взаимного давления, часто с более или менее ясно выраженным перехватом в верхней части, 80—107 μ длиной и 27—50 μ шириной, на хорошо заметной, иногда удлиненной ножке.

Спор в сумке, как правило, 2, редко 3 или только 1, эллипсоидальные, иногда несколько согнутые, крупные, 25—40×15—20 μ.

Род *Leveillula* распадается на 6 секций, различающихся по форме и величине первичных — вершинных конидий: *Cingospora*, *Macrospora*, *Longispora*, *Microspora*, *Cylindrospora*, *Ovospora*.

В последующем изложении эти секции рода разбиты на виды соответственно морфологическим особенностям грибов, паразитирующих на растениях определенных семейств и родов. Естественно, такая система рода *Leveillula* должна считаться временной и требующей подкрепления экспериментальными работами по биологической специализации отдельных видов и их приуроченности к тем или иным питающим растениям.

В ряде случаев описываемые нами формы смогут быть выделены в самостоятельные виды, как достаточно хорошо очерченные морфологически и биологически.

I. Sectio Cingospora

Первичные конидии цилиндрические, с поясковидными утолщениями вблизи каждого конца, закругленные у обоих концов или с суживающейся вершиной и закругленным или усеченным основанием. Вторичные конидии с такими же поясками, но менее постоянной формы.

Umbelliferae

1. **Leveillula lanuginosa** (Fckl.).

Syn.: *Erysiphe lanuginosa* Fckl. in Thümen, Mycolog. notiz. aus Griechenland, Botanische Zeit. (1871), 27; In Rabenhorst, Fungi europaei, 1520. — *Leveillula taurica* Arn. (pro parte) l. c.

Грибница плотная, войлочно-пленчатая, преимущественно на нижней стороне листьев, а также на цветоносах и стеблях.

Первичные конидии удлиненно-цилиндрические или цилиндрические, с суживающейся вершиной или на вершине закругленные, с 2 ясно заметными поясками в виде утолщений, выступающих шире общих контуров конидий близ вершины и близ основания, 40—85×13—22 μ. Вторичные конидии цилиндрические с такими же поясками, как и первичные, закругленные на обоих концах, такой же величины, как и первичные.

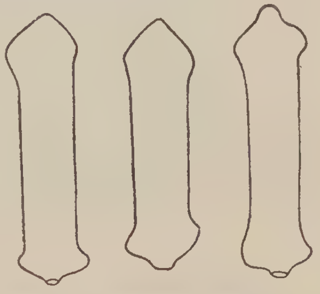


Рис. 7. Конидии *Leveillula lanuginosa* (Fck.). f. *dauci* (Jacz.).

Клейстокарпии полностью погружены в сплетение мицелия, 170—243 μ в диаметре. Придатки многочисленные, сплетающиеся с грибницей. Сумки 75—95×25—42 μ.

Споры числом по 2 в сумке, 23—38×16—23 μ. Вид, очень характерный формой конидий с поясковидными утолщениями.

На некоторых видах зонтичных растений (*Umbelliferae*).

Umbelliferae—Daucus

1) f. **dauci** (Jacz.).

Syn.: *Leveillula taurica* Arn. f. *dauci* Jacz. Ячевский, Мучн.-росян. гр. (1927) 419.

Грибница хорошо развитая, войлочная, в виде плотного налета на листьях с обеих сторон, более обильная на нижней поверхности, реже на цветоносных стеблях.

Первичные конидии продолговато-цилиндрические, на вершине несколько суженные или иногда закругленные, с двумя ясно выраженными поясками в виде заметно выступающих утолщений шире общего контура конидий — вблизи вершины и основания, 20—85×13—22 μ (рис. 7). Вторичные конидии цилиндрические, с такими же поясковидными утолщениями близ концов, примерно таких же размеров, как и первичные (в оригинальном диагнозе, приложенном к образцу «Rabenhorst Fungi europaei 1520», указываются конидии 32×16 μ).

Клейстокарпии сверху сильно вдавленные, полностью погруженные в сплетение мицелия, 170—243 μ в диаметре. Придатки многочисленные, сплетающиеся с грибницей. Сумки эллипсоидальные, суживающиеся к вершине, на хорошо выраженных ножках, 75—95×25—42 μ.

Споры числом по 2 в сумке, эллипсоидальные, 23—30×16—23 μ. На *Daucus maximus* Desf. — В Греции.

Umbelliferae — Foeniculum

2) f. **foeniculi** (Jacz.).

Syn.: *Erysiphe lichenoides* Traub. et Sacc. Syll. Fung. XI (1895) 253. — *Leveillula taurica* Arn. f. *foeniculi* Jacz. Ячевский, Мучн.-росян. гр. (1927) 419.

Поверхностная грибница в виде войлочного, очень густого и плотного налета на стеблях, ярко белая, сохраняющаяся.

Первичные конидии цилиндрические, с поясковидными утолщениями близ верхнего и нижнего концов (редко встречающиеся).

Клейстокарпии сверху вдавленные, скученные, с многочисленными придатками, разветвленными, сплетающимися с грибницей. Сумки эллипсоидальные, числом около 20 в клейстокарпиях, двуспоровые.

Споры яйцевидно-эллипсоидальные 36—38×15 μ, бесцветные, зернистые.

На стеблях *Foeniculum vulgare* Mill. — Узбекистан, Самарканд.

Вид впервые был описан из Алжира. В оригинальный диагноз (Sacc. Syll. Fung. XI, p. 253), видимо, вкралась опечатка — в цифрах, указывающих те же размеры сумок, что и для спор (36—38×15 μ). В нашем образце из Самарканда имеются только несколько незрелых клейстокарпиев и очень редко встречающиеся конидии.

Chenopodiaceae

2. **Leveillula saxaouli** (Sorok.) Golov.

Syn.: *Erysiphe saxaouli* Sorok. Revue mycol. 146 (1889) 231. — *Leveillula taurica* Arn. f. *haloxyli* Jacz. Ячевский, Мучн.-росян. гр. (1927) 400.

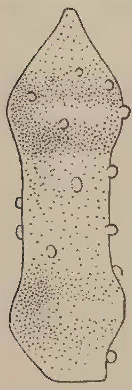


Рис. 8. Первичная конидия *Leveillula saxaouli* (Sorok.).

Поверхностная грибница в виде белого или буроватого плотного, часто войлочного налета.

Первичные конидии цилиндрические, у вершины резко суживающиеся и у основания усеченные, с поясковидными утолщениями близ верхнего и нижнего концов, 45—68×13—21 μ (рис. 8). Вторичные конидии на обоих концах усеченные или закругленные, с такими же поясковидными утолщениями, как и первичные.

Клейстокарпии редко разбросанные, 180—243 μ в диаметре, с неясной структурой перидия. Придатки многочисленные, ломкие. Сумки широко эллипсоидальные, 78—95×34—42 μ, на хорошо выраженных, часто длинных ножках.

Споры числом по 2 в сумке, 27—28×16—29 μ.

На некоторых видах *Chenopodiaceae*.

Вид очень характерный, отличающийся от других видов *Leveillula* и их форм, развивающихся на большей части представителей *Chenopodiaceae*, своими своеобразными, двупоясковыми конидиями.

Chenopodiaceae — Haloxylon

1) f. **haloxyli** (Jacz.).

Syn.: *Erysiphe saxaouli* Sorok. Revue mycol. 146 (1889), 231. — *Leveillula taurica* Arn. f. *haloxyli* Jacz. Ячевский, Мучн.-росян. гр. (1927) 400.

Грибница плотная, войлочная, образующая сплошной налет на листьях и стеблях.

Первичные конидии цилиндрические, у основания усеченные, на вершине суживающиеся и закругленные, с поясковидным утолщением вблизи каждого конца, в большинстве случаев густо грубо бородавчатые, 45—68×14—22 μ, в среднем 55.8×17.0 μ. Отношение длины к ширине 2.3—4.41, в среднем 3.2. Вершина кривой по длине конидий 56.7 μ и по ширине 16.2 μ (из 200 промеров). Вторичные конидии цилиндрические, с обоих концов усеченные, с поясковидным утолщением вблизи каждого конца, часто густо грубо бородавчатые, 40.5—58.05×13.5—17.55 μ. Ячевский, не характеризуя конидий, указывает, что они продолговатые, единичные.

Клейстокарпии редко разбросанные, погруженные в сплетение грибницы, шаровидные, темнокоричневые, почти черные, 186—243 μ в диаметре, с неясно выраженными клетками перидия. Придатки не сохраняющиеся (рис. 9). Сумки многочисленные, широко эллипсоидальные, без перехвата в верхней части, 78.3—94.5×33.75—41.85 μ, на хорошо выраженной, часто тонкой, удлиняющейся ножке (по Ячевскому, размеры незрелых сумок 50—52×22—24 μ).

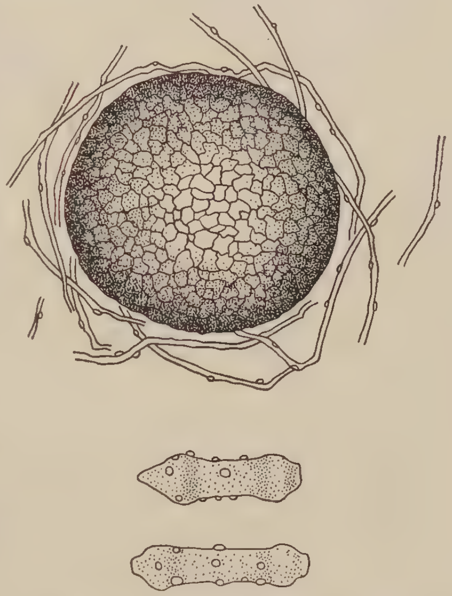


Рис. 9. *Leveillula saxaouli* (Sorok.) f. *haloxyli* (Jacz.). Первичные и вторичные конидии и клейстокарпий.

Спор в сумке по 2, эллипсоидальные, 27.0—28.35×16.2—18.9 μ (Ячевский указывает по 2—4).

Вид весьма характерен цилиндрическими конидиями своеобразной формы с оригинальными поясковидными утолщениями.

На *Haloxylon persicum* Bge. — Узбекистан: Кзыл-Кумы, Джангельды; Туркменистан: Кара-Кумы, Уч-Аджи; Репетек, в песках. На *Arthrophytum wachanicum* (Pauls.) Eug. Korov., (*Haloxylon wachanicum* E. Korov.). — Таджикистан: Зап. Памир, Ишкашим. На *Haloxylon* sp. — Узбекистан: Кенимехский район, Джангельды, Ферганская обл.

Ячевский указывает распространение формы в Персии и в пределах Советского Союза в Средней Азии.

Chenopodiaceae—Sympegma

2) f. **sympegmae** (Jacz.)

Syn.: *Leveillula taurica* Arn. f. *sympegmae* Jacz. (in herbario).

Налет грибницы на листочках в виде более или менее плотной пленки, светлобурого и грязно-охряного цвета, вначале в виде отдельных рыхловойлочных пятен, затем уплотняющийся и охватывающий листья по всей поверхности.

Первичные конидии цилиндрические, на вершине конусовидно заостренные или шарообразно закругленные и с ясно заметной суженной нижней частью в виде ножки, с 2 поясковидными утолщениями близ вершины и в нижней части, 50—63×16—20 μ, с крупными бородавчатыми образованиями в виде взбухающих участков оболочки. Вторичные конидии цилиндрические или так же, как и первичные, с 2 утолщенными

поясками, но на вершине с ясно заметной площадкой — местом прикрепления предыдущей конидии. Размеры вторичных конидий такие же, как и первичных (рис. 10).

Клейстокарпии многочисленные, погруженные в мицелий, незрелые.

На листьях *Sympegma Regelii* Bge. — Узбекситан, Самаркандская обл.

II. Sectio Macrospora

Первичные конидии всегда ланцетовидные, до 80 μ длиной и до 31 μ толщиной, в среднем 43—56×14—18 μ, со средним отношением длины к ширине 2.4—3.6 (1.3—6.3) (рис. 11).

Клейстокарпии очень крупные, до 283 μ в диаметре.

В секции *Macrospora* мы различаем 6 видов *Leveillula* по признакам разной величины конидий и клейстокарпиев.

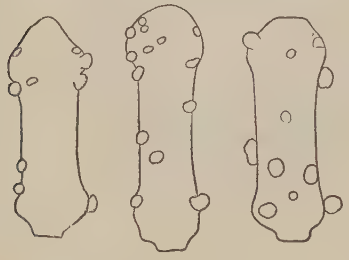


Рис. 10. *Leveillula saxaouli* (Sorok.) f. *sympegmae* (Jacz.). Первичная (*а*) и вторичные (*б*) конидии.

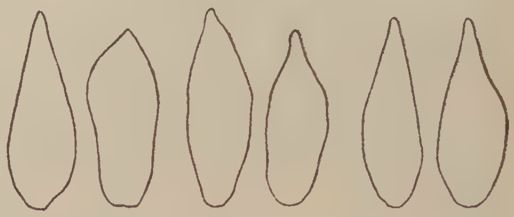


Рис. 11. Типы первичных конидий секции *Macrospora*. *1* — *Leveillula compositarum* — на *Inula*; *2* — то же — на *Helianthus*; *3* — *L. labiatarum* на *Nepeta*; *4* — то же на *Dracocephalum*; *5* — *L. malvacearum* — на *Gossypium*; *6* — то же — на *Hibiscus*.

Виды *Leveillula* из секции *Macrospora* известны на растениях из семейств *Balsaminaceae*, *Compositae*, *Labiatae*, *Malvaceae*. Морфологические особенности видов секции *Macrospora*, встречающиеся на растениях указанных семейств, представлены в табл. 2.

Таблица 2

Семейства питающих растений	Характеристика первичных конидий					Величина клейстокарпиев μ
	длина μ	ширина μ	в среднем μ	отношение длины к ширине	среднее отношение	
Malvaceae	56—80	9—22	45—51 × 15—17	1.3—5.4	2.5—3.3	121—220
Labiatae	27—76	11—31	43—50 × 15—18	1.5—6.3	2.4—3.4	130—280
Compositae . . .	24—75	9—23	44—53 × 14—17	1.5—5.0	2.6—3.6	85—283
Balsaminaceae . .	39—70	11—21	54 × 15	2.5—5.0	3.5	—

Кроме того, на *Thevonotia* (*Compositae*) на основании своеобразного строения перидия клейстокарпиев, хорошо развитых придатков и наличия обильного количества, повидимому, пектиновых веществ в оболочке

конидий и придатков и вместе с тем по сравнительно небольшим размерам конидий выделяется особый самостоятельный вид.

Balsaminaceae

3. **Leveillula balsaminacearum** Golov.

Syn.: *Leveillula taurica* Arn. l. c.

Мицелий обычного типа, характерный для рода в целом.

Первичные конидии ланцетовидные, у основания закругленные, 35—70×11—20 μ, вторичные — изменчивые, часто почти или полностью цилиндрические, на обоих концах закругленные и у основания несколько суженные, 47—65×14—26 μ.

На видах сем. *Balsaminaceae*.

Balsaminaceae — Impatiens

1) f. **impatientis** Golov. f. nov.

Первичные конидии ланцетовидные, у основания закругленные, 35—70×11—20 μ, в среднем из 200 промеров 54×15 μ, с отношением длины к ширине 2.5—5.0, в среднем 3.5. Вершины кривой по длине конидий 51.3—55.35 μ, по ширине — 14.85 μ. Вторичные конидии цилиндрические или эллипсоидальные, с обоих концов закругленные, у основания несколько суженные, 47—65×14—16 μ.

Только конидиальная стадия. Клейстокарпии не обнаружены.

На *Impatiens parviflora* DC. — Узбекистан: окр. Коканда.

Compositae

4. **Leveillula compositarum** Golov.

Грибница обычного для *Leveillula* типа, иногда слабо заметная, замаскированная опушением листа.

Конидии ланцетовидные, 24—74×9—23 μ, в среднем 44—53×14—17 μ. Отношение длины к ширине 1.5—5.0, в среднем 2.6—3.6.

Клейстокарпии 85—283 μ в диаметре, с более или менее хорошо развитыми простыми или разветвленными придатками.

Вид по морфологическим признакам распадается на ряд форм по родам питающих растений. Биологическая специализация форм не проверялась.

Compositae — Achillea

1) f. **achilleae** (Jacz.)

Syn.: *Leveillula taurica* Arn. f. *achilleae* Jacz. Ячевский, Мучн.-росян. гр. (1927) 401.

На *Achillea ptarmica* L.

Указывается Ячевским для Минусинска. Форма встречается в южной Европе. Образцов не видел.

Compositae — Artemisia

2) f. **artemisiae** (Jacz.).

Syn.: *Leveillula taurica* Arn. f. *artemisiae* Jacz. Ячевский, Мучн.-росян. гр. (1927) 402.

Грибница плохо заметная, замаскированная опушением на листьях, часто войлочная, в виде отдельных пятен, затем сливающихся.

Первичные конидии ланцетовидные (найдены в единичных экземплярах) (рис. 12), вторичные — цилиндрические, с закругленной вершиной и основанием или у основания усеченные, 38—61×11—20 μ.

Клейстокарпии редко разбросанные, погруженные в мицелий, сверху сильно вдавленные, темнокоричневые, почти черные, 145—227 μ в диаметре. Придатки очень ломкие, плохо сохраняющиеся, бесцветные, извилистые или коленчатые, немногочисленные. Сумки эллипсоидальные, широко эллипсоидальные, редко вздувающиеся к вершине и суженные к основанию, со слабо заметным перехватом в верхней части, чаще без него, 68—109×32—47 μ, на короткой толстой ножке, реже удлиняющейся.

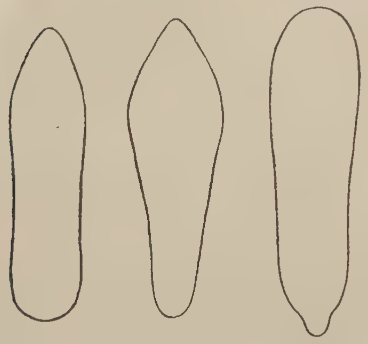


Рис. 12. *Leveillula compositarum* Golov. f. *artemisiae* (Jacz.). Первичные конидии.

Споры в сумке числом по 2, удлиненно-эллипсоидальные или эллипсоидальные, 33—36×13—18 μ.

На *Artemisia absinthium* L. — Киргизия: Иссык-Кульская обл. На *Artemisia* sp. — Таджикистан: Памир, Хорог; Туркестанский хребет. На *Art. scopariaeformis* Led. — Узбекистан: Голодная Степь; Казахстан: гора близ Чумурбая. На *Art. dracunculus* L. — Узбекистан: Памиро-Алай, горы Чульбаир, северо-западные склоны; Самаркандской обл., Ургут, Фараб; Таджикистан; Туркестанский хребет, южные склоны перевала Шахристан; Киргизия: Фрунзенская обл., Иссык-Кульская обл. На *Art. maritima* L. — Туркменистан: Нухур.

Compositae — Artemisia

3) f. **artemisiae pamiricae** Golov. f. nov.

Грибница плотная, войлочная, разрушающаяся, в виде отдельных пятен или сплошного налета на листьях.

Первичные конидии ланцетовидные, усеченные у основания (редко встречающиеся), вторичные — цилиндрические, с закругленной вершиной и основанием или у основания усеченные, 39—51×15—16 μ.

Клейстокарпии редко разбросанные, погруженные в сплетение грибницы, сверху сильно вдавленные, темнокоричневые, 113—195 μ в диаметре. Придатки хорошо развитые, извилистые, узловатые, древовидно разветвленные, бесцветные, до 9.45 μ толщины и до 97.2 μ длиной. Сумки многочисленные, эллипсоидальные или широко эллипсоидальные, неравнобокие, иногда изогнутые, со слабо заметным перехватом в верхней части, чаще без него, 69—92×28—32 μ на хорошо выраженной ножке, часто тонкой и удлиняющейся.

Споры в сумке числом 2, удлиненно-эллипсоидальные, реже эллипсоидальные, 27—34×13—16 μ.

На *Artemisia pamirica* C. Winkl. — Таджикистан: Памир, Хорог.

На видах *Artemisia* по морфологическим признакам можно различать по крайней мере две формы.

1) f. sp. **artemisiae** — клейстокарпии 145—225 μ в диаметре; придатки очень ломкие, плохо сохраняющиеся; конидии 38—61×11—20 μ. — На *Artemisia absinthium* L., *Art. dracunculus* L., *Art. scopariaeformis* Led. и *Artemisia* sp.

2) f. sp. **artemisiae pamiricae** — клейстокарпии 113—194 μ в диаметре; придатки хорошо развитые, сохраняющиеся; конидии 39—51×15—16 μ. — На *Art. pamirica* C. Winkl.

4) f. **cardui** (Jacz.).

Syn.: *Leveillula taurica* Arn. f. *cardii* Jacz. Ячевский, Мучн.-росян. гр. (1927) 402.

На *Carduus crispus* L. (конидиальная стадия) — Узбекистан: Ташкент (по Запрометову).

Ячевский указывает размеры конидий 22—28×17 μ, что для конидий *Leveillula* не характерно.

Форма отмечена в южной Европе и в Средней Азии.

5) f. **carlinae** (Jacz.).

Syn.: *Leveillula taurica* Arn. f. *carlinae* Jacz. Ячевский, Мучн.-росян. гр. (1927) 402.

На *Carlina corymbora* L. и на *C. lanata* L. — В южн. Европе (южн. Франция, Léveillé, 1851).

6) f. **carthami** (Jacz.).

Syn.: *Leveillula taurica* Arn. f. *carthami* Jacz. Ячевский, Мучн.-росян. гр. (1927) 402.

Рис. 13. *Leveillula compositarum* Golov. f. *carthami* (Jacz). Клейстокарпии и сумки.

Первичные конидии ланцетовидные, 42—65×12—23 μ, в среднем по форме 53.2×15.2 μ. Отношение длины к ширине 2.6—5.0, среднее отношение 3.5. Вершины кривой по длине конидий 48.72—51.04 μ, по ширине — 18.9 μ (из 83 промеров). Вторичные конидии цилиндрические, иногда с расширяющейся вершиной, закругленные на обоих концах или усеченные у основания, 50—68×14—20 μ (по Ячевскому конидии 49—52×17 μ).

Клейстокарпии редко разбросанные, погруженные в сплетение мицелия, шаровидные, сверху вдавленные, темнокоричневые, 162—203 μ в диаметре (по Ячевскому 140—150 μ), с мелкими многогранными, иногда извилистыми клетками перидия (рис. 13). Придатки хорошо развитые, многочисленные, слегка извилистые, ветвящиеся, бесцветные. Сумки числом 20, реже больше, эллипсоидально-цилиндрические, эллипсоидальные, редко неравнобокие, с хорошо выраженным перехватом в верхней части, 73—96×27—36 μ, на хорошо выраженной ножке (по Ячевскому сумки числом 5—10, удлиненные, 70×35 μ).

Споры в сумке числом 2, эллипсоидальные, 27—34×14—19 μ.

На *Carthamus lanatus* L. — Южн. Киргизия: Ош, окрестности,

по р. Ак-Бура. На *C. tinctorius* L. — Ростовская обл.; Узбекистан, Ташкент; Азербайджан.

Распространение формы известно в южной Европе.

Compositae — Centaurea

7) f. **centaureae** (Jacz.).

Syn.: *Leveillula taurica* Arn. f. *centaureae* Jacz. Ячевский, Мучн.-росян. гр. (1927) 403.

Грибница плотная, войлочная, образующая сплошной налет на листьях и стеблях, при разрушении становящаяся клочковатой.

Первичные конидии ланцетовидные, расширяющиеся к вершине, у основания закругленные, 35—58×12—23 μ, в среднем по форме 43.3×14.9 μ. Отношение длины к ширине 2.1—4.2, среднее отношение 2.9. Вершина кривой по длине конидий — 41.76—44.08—46.4 μ и по ширине 13.9 μ (из 173 промеров) (рис. 14). Вторичные конидии цилиндрические, с закругленной вершиной и усеченным основанием, 39—59×9—15 μ (Ячевский, не характеризуя конидий, указывает размеры 35—42×14 μ).

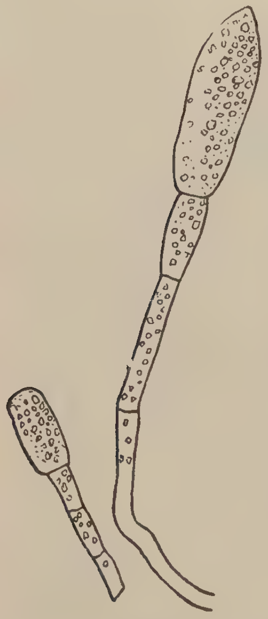


Рис. 14. *Leveillula compositarum* Golov. f. *centauraeae* (Jacz). Конидиеносцы с конидиями.

Клейстокарпии разбросанные, погруженные в плотное сплетение грибницы, сверху сильно вдавленные, темнокоричневые, почти черные, 130—243 μ в диаметре (по Ячевскому незрелые, 115—165 μ). Придатки немногочисленные, слабо извилистые, простые, реже ветвистые, бесцветные, густо переплетающиеся с грибницей. Сумки многочисленные, цилиндрические, эллипсоидально-цилиндрические, реже эллипсоидальные, с хорошо выраженным перехватом в верхней части, 73—100×26—36 μ, на хорошо выраженной короткой или тонкой и удлиняющейся ножке.

Споры в сумке числом 2, удлиненно-эллипсоидальные или эллипсоидальные, 28—36×16—19 μ.

На *Centaurea* sp. — Узбекистан: Хавастский район, сел. Чаканд, Тарнау, близ Ташкента (Среднеазиатская станция ВИР); южн. Таджикистан: долина р. Вахш. На *C. iberica* Trev. — Узбекистан: Ташкент, Кенимехский район; Туркменистан (по Ячевскому); Киргизия: Джелал-Абад (по Запрометову); Азербайджан: Ганджа. На *C. squarrosa* Willd. — Узбекистан: Кенимехский район. На *C. picris* L. (*Acroptilon picris* Pall.).—Узбекистан: окр. Ташкента; Туркменистан (по Запрометову); Киргизия: окр. г. Фрунзе (по Поспелову); Азербайджан: Казах.

Ячевский указывает распространение формы в пределах Советского Союза в Средней Азии, а также в Персии.

Compositae — Chondrilla

8) f. **chondrillae** (Jacz.).

Syn.: *Leveillula taurica* Arn. f. *chondrillae* Jacz. Ячевский, Мучн.-росян. гр. (1927) 403.

Грибница преимущественно на стеблях в виде белого войлочного налета, покрывающего пораженные органы на значительном протяжении.

Конидии ланцетовидные, 43—50×14—18 μ, немногочисленные.

Клейстокарпии сверху резко вдавленные, погруженные в мицелий, коричневые, 168—258 μ в диаметре. Придатки многочисленные, бесцветные, разветвленные, до 100 μ длиной, густо переплетающиеся с грибницей. Сумки числом больше 30, эллипсоидальные или булавовидные, 67—95×25—32 μ, с хорошо выраженной ножкой.

Споры по 2 в сумке, эллипсоидальные, 27—30×17—22 μ.

На *Chondrilla ambigua* Fisch. — Казахстан: Малые Барсуки, Кейлибай.

Форма распространена на *Ch. juncea* L. в Венгрии, Югославии, Испании.

Compositae — Cirsium (Cnicus)

9) **f. cirsii** (Jacz.).

Syn.: *Leveillula taurica* Arn. f. *cirsii* Jacz. Ячевский, Мучн.-росян. гр. (1927) 403.

Грибница войлочная, покрывающая сплошным налетом нижнюю поверхность листовой пластинки и слабо развитая на верхней стороне листа.

Первичные конидии ланцетовидные или широко ланцетовидные, 57—65×15—25 μ, вторичные — эллипсоидальные, таких же размеров.

Клейстокарпии многочисленные, преимущественно на нижней стороне листьев, разбросанные, погруженные в сплетение грибницы, темнокоричневые, 137.7—136.3 μ в диаметре. Придатки не сохраняющиеся, клетки перидия неясно выраженные. Сумки многочисленные, эллипсоидальные, без перехвата в верхней части, 72.9—101.25×30.05—40.5 μ, на хорошо выраженной ножке, легко разрушающиеся, иногда еще внутри клейстокарпиев.

Споры эллипсоидальные, числом по 2 в сумке, 29.7—40.5×13.5—20.25 μ.

На *Cirsium arvense* L. (*Cnicus arvensis* Hoffm.). — Узбекистан: Чакабад, Андижанская обл: Ферганская обл.; Киргизия: Фрунзенская обл. На *Cirsium* sp. — Крым (по Ячевскому). На *C. lanceolatum* Hill (*Cnicus lanceolatus* Willd). — Южн. Европа.

Ячевский указывает распространение формы в южной Европе.

Compositae — Coreopsis

10) **f. coreopsidis** Golov. f. nov.

Грибница преимущественно на стеблях и ветвях в различных местах на их протяжении, рыхло войлочная, почти пленчатая, разрушающаяся, с мелко бородавчатой оболочкой.

Первичные конидии редкие, ланцетовидные, с усеченным основанием, 40—68×11—19 μ, в среднем по форме 52.8×14.5 μ. Отношение длины к ширине 2.4—4.66, в среднем 3.6. Вершина кривой по длине конидий 54.0 μ и по ширине — 13.5 μ (из 92 промеров). Вторичные конидии цилиндрические, с закругленными концами 28—39×14—16 μ.

Клейстокарпии погруженные в мицелиальное сплетение, темнокоричневые, разбросанные, 120—215 μ в диаметре, с неясной структурой перидия. Придатки коричневые, неправильно древовидно разветвленные, извилистые, часто узловатые, до 120 μ длиной и 6 μ толщиной. Сумки эллипсоидальные или продолговато-эллипсоидальные, часто неравнобокие или изогнутые, более или менее хорошо перехваченные в верхней части, на ножке, часто слабо выраженной, 56—90×20—40 μ.

Споры по 2, реже по 1 в сумке, эллипсоидальные, 28—39×14—16 μ.

На *Coreopsis* sp. (культурное). — Узбекистан: Тарнау, близ Ташкента (Среднеазиатская станция ВИР).

Compositae — Cousinia

11) f. **cousiniae** (Jacz.).

Syn.: *Leveillula taurica* Arn. f. *cousiniae* Jacz. Ячевский, Мучн.-росян. гр. (1927) 403.

Грибница плотная, войлочная, на обеих сторонах листовой пластинки, разрушающаяся.

Первичные конидии ланцетовидные, слегка суженные и усеченные у основания, 34—64×11—22 μ, в среднем по форме 44.3×16.4 μ. Отношение длины к ширине 1.8—4.3, в среднем 2.6. Вершина кривой по длине конидий 41.85—43.2—44.55—45.9 μ и по ширине — 16.2 μ (из 200 промеров). Вторичные конидии цилиндрические, с закругленной вершиной и усеченным основанием, 42—49×11—15 μ. (Ячевский указывает, что конидии цилиндрические, 49—58×14—21 μ).

Клейстокарпии многочисленные, разбросанные, погруженные в сплетение грибницы или лежащие свободно, сверху вдавленные, темнокоричневые, 113—227 μ в диаметре (по Ячевскому 176—235 μ), с неясно выраженными клетками перидия (Ячевский указывает, что клетки перидия неправильные, 8.8—16×11.7—29 μ). Придатки хорошо развитые, многочисленные, извилистые, бородавчатые, древовидно разветвленные, у основания слегка окрашенные, к концам бесцветные. Сумки многочисленные, цилиндрические, иногда у основания расширенные, эллипсоидальные, редко широко эллипсоидальные, с ясно выраженным перехватом в верхней части, 77—104×34—41 μ, на хорошо выраженной, иногда тонкой и удлиняющейся ножке (по Ячевскому сумки числом до 26, продолговатые, 73—115×26—35 μ).

Споры по 2 в сумке, эллипсоидальные, 31—34×16—19 μ (по Ячевскому 32—38×14—17 μ).

На *Cousinia rotundifolia* C. Winkl. — Узбекистан: горы Бабатаг, у сел. Кэль-Булак. На *C. Sewerzowi* Rgl. — Южн. Киргизия: Базар-Курганский район, Арсланбоб. На *C. verticillata* Bunge. — Узбекистан: Ташкент; южн. Казахстан: горы Каржан-Тау. На *Cousinia* sp. — Узбекистан: окр. Ташкента, Хавастский район; Таджикистан: Зап. Памир. сел. Сендив, Рават, по р. Шах-Дара; Туркменистан: Ашхабад; южн. Казахстан: Бастандыкский район, горы Каржан-Тау.

Ячевский указывает распространение формы в Средней Азии.

Compositae — Crupina

12) f. **crupinae** Golov. f. nov.

Грибница войлочная на листьях и ветвях. Первичная, эндофитная, грибница, простирающаяся в межклетниках, узловатая, с перетяжками и большим количеством поперечных перегородок, 4.5—9.0 μ в диаметре. Вторичная, поверхностная, грибница гибкая, с параллельными стенками, шелковистая, слабо ветвистая, 2.2—4.4 μ в диаметре, с редкими перегородками.

Конидиеносцы выходящие пучками из устьиц, 67—144×7—9 μ. Конидии (рис. 2) цилиндрические, суживающиеся к вершине или удлиненные, эллипсоидальные, с закругленными концами, 24—74×9—20 μ, в среднем по форме 45.8×13.7 μ. Отношение длины к ширине 1.8—4.25, в среднем 3.3. Вершина кривой по длине конидий 47.25 μ и по ширине — 13.5 μ (из 200 промеров).

Клейстокарпии 85—125 μ в диаметре, незрелые.

На *Crupina pauciflora* Kar. et Kir. — Южн. Казахстан: горы Каржан-Тау, ущелье Ак-Таш, по западному склону.

Compositae — Cynara

13) f. **cynarae** (Jacz.).

Syn.: *Erysiphe communis* f. *cynaracearum* Rabh. Fungi europaei (1735). — *Leveillula taurica* Arn. f. *cynarae* Jacz. Ячевский, Мучн.-росян. гр. (1927) 404.

Налет грибницы плотный, войлочный, на нижней стороне листьев. Первичные конидии ланцетовидные или широко ланцетовидные, 45—60×17—24 μ, немногочисленные, на удлиненных конидиеносцах (по Berger, 1938, до 250 μ длиной), вторичные — продолговато-эллипсоидальные, часто слегка расширяющиеся к вершине, варьирующие по величине и форме. Бергер (Berger, 1938) различает конидии цилиндрические и яйцевидно-конические (ovoconiques), не характеризуя их как вершинные или вторичные.

Клейстокарпии на нижней стороне листа, темнокоричневые, 160—210 μ в диаметре, с плохо различимыми клетками перидия. Придатки многочисленные, плохо сохраняющиеся, бесцветные, затем коричневые, часто рудиментарные, извилистые или коленчатые, неправильно разветвленные. Сумки 89—95×35—45 μ, эллипсоидальные, часто неправильные, на хорошо выраженных ножках.

Споры 28—32×16—20 μ, слегка коричневатые.

На листьях *Cynara cardunculus* L. — Южн. Европа. На листьях *C. scolymus* L. — Испания. На образцах *C. scolymus* L. на гифах обнаружен в значительном количестве *Cicinnobolus Cesatii* D. B. Пикниды у последнего значительно варьируют — от 55×35 до 200 μ в диаметре. Споры палочковидные или эллипсоидальные, прямые или изогнутые на обоих концах, закругленные, 4—10×3—4 μ.

Compositae — Echinops

14) f. **echinopis** Golov. f. nov.

Конидиальная стадия. Конидии ланцетовидные, 38—54×15—23 μ.

На листьях *Echinops* sp. — Узбекистан: долина р. Ангрен, долина Чеш-Су (1200 м).

Блумер (Blumer, 1933) указывает наличие *Leveillula taurica* Arn. на *Echinops* sp. в южной Франции, (по Левейе). Однако в оригинальной работе Левейе (Léveille, 1851) указаний на обнаружение *Erysiphe taurica* Lév. на *Echinops* нет.

Compositae — Gundelia

15) f. **gundeliae** (Jacz.).

Syn.: *Leveillula taurica* Arn. f. *gundeliae* Jacz. Ячевский, Мучн.-росян. гр. (1927) 404.

Грибница на нижней стороне листьев в виде относительно небольших угловатых пятен, войлочная, уплотняющаяся до пленчатой.

Первичные конидии ланцетовидные, 55—75×13—18 μ., вторичные — расширяющиеся постепенно к вершине, таких же размеров, как и первичные (рис. 15).

Клейстокарпии погруженные в сплетение мицелия, слабо заметные, 170—210 μ в диаметре, с плохо различимыми клетками перидия. Придатки многочисленные, переплетающиеся между собой и с грибницей, бесцветные, коричневые у основания, извилистые, неправильно разветвленные,

до 100 μ длиной. Сумки эллипсоидальные или булавовидные, 65—95×22—33 μ.

Споры эллипсоидальные, очень бледно коричневатые, 20—35×14—18 μ.

На листьях *Gundelia Tournefortii* L. — Малая Азия (Haussknecht, 1868).

Compositae — Helichrysum

16) f. **helichrysi** (Jacz.).

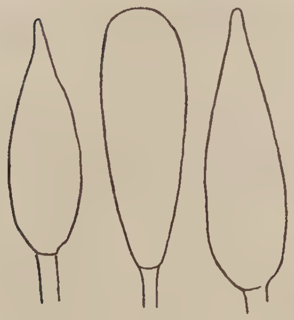


Рис. 15. *Leveillula compositarum* Golov. f. *gundeliae* (Jacz.) (в середине вторичная конидия).

Syn.: *Leveillula taurica* Arn. f. *helichrysi* Jacz. Ячевский, Мучн.-росян. гр. (1927) 404.

Налет грибницы почти отсутствует или во всяком случае слабо заметен при наличии сильного опушения листьев.

Первичные конидии 43—55×16—21 μ, ланцетовидные, вторичные — эллипсоидальные, таких же размеров, как и первичные. Конидии встречаются редко.

Клейстокарпии темнокоричневые, 160—200 μ в диаметре, с неясными клетками перидия. Придатки многочисленные, густо переплетающиеся вокруг клейстокарпия, коричневые, разветвленные. Сумки эллипсоидальные, часто неправильные, 85—105×35—40 μ, на очень хорошо заметных, часто удлиненных прямых или коленчатых ножках.

Споры ясно желто-коричневые, эллипсоидальные или иногда неправильные, 30—40×17—23 μ.

На листьях *Helichrysum arenarium* Moench. — Саратовская обл. На мицелии обнаружен в значительном количестве *Cicinnobolus Cesatii* D. B.

Следует отметить, что на имеющемся образце можно обнаружить значительные вариации в форме и размерах пикнид *Cicinnobolus*. Они могут быть грушевидные или неправильные, от 50×40 μ до очень крупных и почти правильно шаровидных — до 200 μ в диаметре. Иногда пикниды снабжены ясными щетинками у вершины. Споры в разных пикнидах отличаются значительно по величине. В крупных пикнидах они часто цилиндрические, прямые или изогнутые, закругленные на обоих концах, 7—10×3—4 μ. В мелких пикнидах споры значительно мельче.

Compositae — Helianthus

17) f. **helianthi** Golov. f. nov.

Грибница в виде отдельных угловатых пятен на нижней стороне листа (при сильном поражении мучнистый налет заметен и сверху листа). На верхней стороне листа, соответственно наибольшему скоплению грибницы, образуются желтоватые, буро окаймленные пятна, сверху выпуклые, снизу вдавленные.

Конидии ланцетовидные, 23—58×12—24 μ, в среднем по форме 46.2×18.6 μ. Отношение длины к ширине 1.3—4.2, в среднем 2.4. Вершина кривой по длине конидий 47.25 μ, по ширине — 17.55—20.25 μ (из 200 промеров).

Клейстокарпии редко разбросанные на клочковатой, войлочной грибнице, сверху заметно вдавленные, 160—250 μ в диаметре. Придатки многочисленные, тонкие, извилистые, древовидно, 1—3-кратно разветвленные, с конечными ветвями более или менее прямыми и приподнятыми.

Сумки удлиненно-эллипсоидальные, с перехватом в верхней части, 74—122×27—35 μ, на ясной ножке.

Споры по 2 в сумке, 26—38×14—24 μ.

На *Helianthus annuus* L. — Узбекистан: Тарнау близ Ташкента (Среднеазиатская станция ВИР); южн. Киргизия: Базар-Курганский район, Арсланбоб.

Compositae — Inula (Codonocephalum)

18) f. **inulae** (Jacz.).

Syn. *Leveillula taurica* Arn. f. *inulae* Jacz. Ячевский, Мучн.-росян. гр. (1927) 404.

Грибница бородавчатая, войлочная, в виде отдельных небольших буроватых пятен различной формы и величины, затем сливающихся, на верхней и нижней стороне листа.

Первичные конидии ланцетовидные, 37—68×11—23 μ в среднем по форме 52.8×17.0 μ. Отношение длины к ширине 1.8—4.5, в среднем 2.8. Вершина кривой по длине конидий 46.4—56.4 μ, по ширине — 16.2—19.9 μ (из 200 промеров). Вторичные конидии цилиндрические, с вздувшейся и закругленной вершиной и усеченным основанием, иногда удлиненные, бочковидной формы, 42—66×12—23 μ.

Клейстокарпии многочисленные, разбросанные, погруженные в сплетение грибницы или лежащие свободно при ее разрушении, сверху вдавленные, темнокоричневые, 97—203 μ в диаметре. Придатки многочисленные, извилистые, иногда коленчатые, древовидно разветвленные, бесцветные, до 8.1 μ толщиной и до 202.5 μ длиной. Сумки многочисленные, цилиндрические, иногда несколько изогнутые, эллипсоидально-цилиндрические, реже эллипсоидальные, с ясно выраженным перехватом в верхней части, 65—90×23—32 μ, на хорошо выраженной, часто тонкой удлиняющейся ножке.

Споры незрелые.

На *Inula grandis* Schr. и *Inula* sp. — Узбекистан: Денау, Бабатагская лесная дача; ташкентский Ала-Тау; южн. Киргизия: Арсланбоб, Джелал-Абад (по Запрометову); Таджикистан: Памир (по Ячевскому); южн. Казахстан: Бастандыкский район, горы Каржан-Тау, Ак-Таш. На *In. Helenium* L. — б. Семиреченская обл. (по Ячевскому). На *In. germanica* L. — Азербайджан. Геокчайский район. На *In. nervosa* Wall. — Крым. На *Codonocephalum Paecockianum* Aetsh. et Hemsl. — Средняя Азия.

Compositae — Jurinea

19) f. **jurineae** Golov. f. nov.

Грибница рыхло-войлочная, разрушающаяся, на листьях и стеблях.

Первичные конидии широко ланцетные, с постепенно закругляющимся основанием, 46—53×14—20 μ, вторичные — цилиндрические, с закругленными вершиной и основанием, иногда у основания несколько суженные и усеченные, 44—50×14—20 μ.

Клейстокарпии редко разбросанные, лежащие свободно вследствие разрушения грибницы, темнокоричневые, почти черные, сверху сильно вдавленные, 122—205 μ в диаметре. Придатки хорошо развитые, гибкие, извилистые, древовидно разветвленные, густо расположенные, бесцветные, больше 100 μ длиной. Сумки многочисленные, цилиндрические, эллипсоидально-цилиндрические, иногда неравнобокие, со слабо заметным перехватом в верхней части, чаще без него, 61—97×27—41 μ, на хорошо выраженной, часто тонкой и удлиняющейся ножке (рис. 16).

Споры по 2 в сумке, эллипсоидальные, 23—35×16—18 μ.

На *Jurinea* sp. — Узбекистан: Хавастский район, сел. Чаканд, Таджикистан: Памир, сел. Ривак, по р. Гунт.

Compositae — Lappa (Arctium, Bardana

20) f. **lappae** (Jacz.).

Syn.-*Leveillula taurica* Arn. f. *lappae* Jacz. Ячевский, Мучн.-росян. гр. (1927) 402.

Налет грибницы на нижней стороне листа, слабо заметный, паутинистый, не образующий плотного сплетения, типичного для большинства

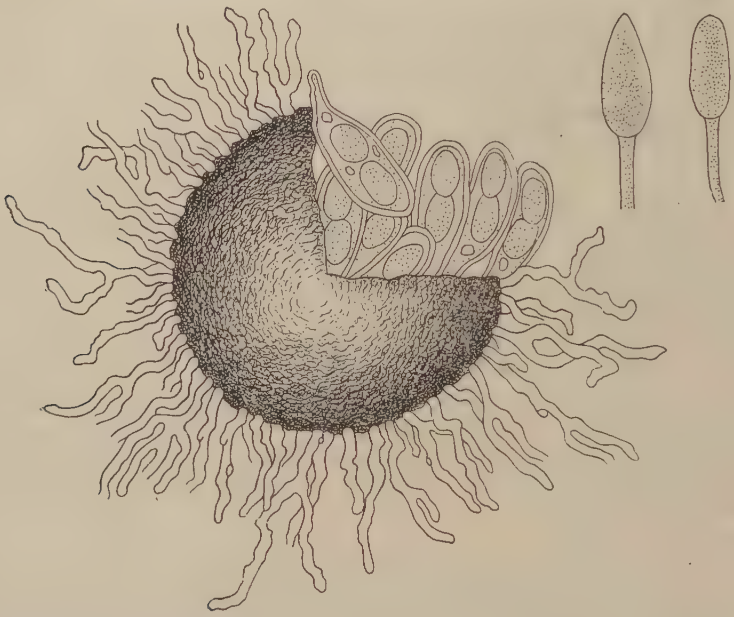


Рис. 16. *Leveillula compositarum* Golov. f. *jurineae* Golov. Конидии (первичная и вторичная) и клейстокарпии с сумками.

форм *Leveillula*, но вместе с тем характерный для многих форм, развивающихся на видах *Compositae* с опушенными листьями.

Первичные конидии ланцетовидные, типичные для вида, 46—54×20—24 μ, вторичные — эллипсоидальные, 44—50×13—21 μ, редко встречающиеся.

Клейстокарпии на нижней стороне листа, в большом количестве, сильно вдавленные сверху, 170—210 μ в диаметре, с мелкими, слабо различимыми клетками перидия. Придатки многочисленные, густо расположенные вокруг клейстокарпия, бесцветные или очень слабо коричневые у основания, переплетающиеся друг с другом, извилистые или коленчатые, разветвленные вильчато или неправильно, часто почти у самого основания, утончающиеся к концам, до 150 μ длиной. Сумки в массе слегка коричневатые, с утолщенной (до 15 μ) на вершине оболочкой, эллипсоидальные, прямые или согнутые, 90—110×35—42 μ, на хорошо выраженной ножке.

Споры числом по 2 в сумке, эллипсоидальные, 22—35×16—18 μ, трудно различимые в общей массе содержимого сумок.

На *Lappa amplissima* Boiss. — Иран. На *L. minor* Bernh. — Южн. Европа.

Compositae — Odontospermum

21) f. **odontospermi** (Jacz.).

Syn. Erysiphe asterisci P. Magnus (in schedis) in Hedwigia, XLIV (1901) 16; Saccardo, Syll. Fung. XVII (1905) 527. — *Leveillula taurica* Arn. f. *odontospermi* Jacz. Ячевский, Мучн.-росян. гр. (1927) 405.

Грибница грубо паутинистая, слабо заметная, затем уплотняющаяся до войлочной на обеих сторонах листа.

Первичные конидии типично ланцетовидные, почти постоянно правильные, 50—72×12—21 μ, вторичные — эллипсоидальные или слегка расширяющиеся кверху, до 75 μ длиной и до 26 μ толщиной, сильно варьирующие по величине и форме.

Клейстокарпии на обеих сторонах листа сверху вдавленные, темнокоричневые, почти черные, 159—210 μ в диаметре, с хорошо заметными, почти правильными, 5—6-гранными клетками перидия, 20—25 μ в диаметре. Придатки многочисленные, густо расположенные вокруг клейстокарпия, переплетающиеся друг с другом, бесцветные или слегка коричневые у основания, извилистые, вильчато, часто повторно разветвленные, утончающиеся к концам, или одинакового диаметра на всем протяжении, до 130 μ длиной. Сумки эллипсоидальные, прямые или изогнутые, часто неправильные, в прочных пучках, 65—93×30—40 μ, на хорошо выраженных, часто удлиненных ножках.

Споры числом по 2 в сумках, слегка коричневатые, эллипсоидальные или несколько неправильные, 28—35×20—23 μ.

На *Odontospermum aquaticum* Sch. — Канарские острова, близ Санта-Круц на о. Тенериф (Rabenhorst-Pazschke, Fungi europaei et extraeuropaei № 4350; Cryptogamae exsicatae № 1149).

Compositae — Picris

22) f. **picridis** (Jacz.).

Syn.: *Leveillula taurica* Arn. f. *picridis* Jacz. Ячевский, Мучн.-росян. гр. (1927) 405.

На *Picris hieracioides* L. — В южн. Франции, (Castagne, 1845), Швейцарии (Blumer, 1933).

Ячевский (1927) указывает на наличие этой формы в Минусинске, б. Енисейской губ. (sub *Erysiphe cichoracearum* DC.). Образцов не видел.

Compositae — Saussurea

23) f. **saussureae** (Jacz.).

Syn.: *Leveillula taurica* Arn. f. *saussureae* Jacz. Ячевский, Мучн.-росян. гр. (1927) 405.

Грибница бородавчатая, образующая резко ограниченные пятна на нижней и верхней сторонах листовой пластинки.

Первичные конидии ланцетовидные (редко встречающиеся), вторичные — булавовидные, 45—57×11—140 μ.

Клейстокарпии погруженные в мицелий, 146—194 μ в диаметре, незрелые.

На *Saussurea* (*sogdiana?*) совместно с *Puccinia saussurear* Thüm. — Киргизия: Ошская обл. Узгентский район. На *Saussurea salsa* (M. B.) Spreng — юго-вост. Прибалхашье.

Форма распространена в южной Франции (Léveillé, 1851).

Compositae — Scorzonera

24) f. **scorzonerae** (Kuprev.)

Syn.: *Leveillula taurica* Arn. f. *scorzonerae* Kuprev. Купревич, Болезни растений ущелья Кондара, сб. «Ущелье Кондара» (1951) 418.

Клейстокарпии 130—180 μ в диаметре, темнобурые, наверху вогнутые, с многочисленными бесцветными ветвящимися придатками, выходящими из нижней части. Сумки 80—90×33 μ, числом 8 в клейстокарпии.

Споры яйцевидные или широко эллипсоидальные, бесцветные, 30×25 μ.

На *Scorzonera acanthoclada* Franchet. — Таджикистан: Гиссарский хребет, ущелье Кондара, Руидашт. На *Sc. hispanica* L. — Узбекистан: Тарнау, близ Ташкента (Среднеазиатская станция ВИР).

Compositae — Scorzonera

25) f. **scorzonerae tau-saghyz** (Solk.).

Syn.: *Leveillula taurica* Arn. f. *scorzonerae tausaghyz* Solkina (in herbario).

Грибница плотная, образующая белый войлок в виде отдельных пятен, сливающихся в сплошной налет на листьях.

Первичные конидии ланцетовидные, слегка книзу суживающиеся и у основания усеченные, 39—57×9—19 μ, в среднем по форме 49.1×14.6 μ. Отношение длины к ширине 2.0—4.7, среднее 3.6. Вершина кривой по длине конидий 47.25 μ, по ширине — 13.5 μ (из 200 промеров). Вторичные конидии цилиндрические, с закругленными вершиной и основанием или у основания усеченные, 39—47×14—16.

Клейстокарпии многочисленные, погруженные в сплетение грибницы, сверху сильно вдавленные, коричневые, 122—195 μ в диаметре. Придатки хорошо развитые, извилистые, древовидно разветвленные, густо раположенные, бесцветные, до 202.5 μ длиной. Сумки многочисленные, цилиндрические, эллипсоидально цилиндрические или неравнобокие, с перехватом в верхней части или иногда без него, 69—92×26—38 μ.

Споры в сумке числом 2, эллипсоидальные, реже удлиненно эллипсоидальные, 28—35×14—19 μ.

На *Scorzonera tau-saghyz* Lipch. et Bosse. Совместно с *Erysiphe cichoracearum* DC. f. *scorzonerae* Jacz. — Казахстан: Кара-Тау, северо-западные склоны.

Compositae — Senecio

26) f. **senecionis** (Jacz.).

Syn.: *Leveillula taurica* Arn. f. *senecionis* Jacz. Ячевский, Мучн.-росян. гр. (1927) 491.

На листьях *Senecio foliosus* Salzw. (конидиальная стадия). — В Испании (по Ячевскому).

Compositae — Serratula

27) f. **serratulae** (Jacz.).

Syn.: *Leveillula taurica* Arn. f. *serratulae* Jacz. Ячевский, Мучн.-росян. гр. (1927) 405.

На *Serratula latifolia* Boiss. — В Иране (по Ячевскому).

Compositae — Taraxacum

28) f. **taraxaci** (Jacz.).

Syn.: *Leveillula taurica* Arn. f. *taraxaci* Jacz. Ячевский, Мучн.-росян. гр. (1927) 405.

Налет грибницы очень плотный, войлочный на обеих сторонах листа, преимущественно на верхней.

Первичные конидии ланцетовидные, 50—75×18—23 μ, вторичные — кверху постепенно расширяющиеся, таких же размеров, как и первичные.

Клейстокарпии многочисленные, нацело погруженные в сплетение мицелия и остающиеся свободными при разрушении грибницы, будучи довольно прочно прикрепленными к субстрату, 160—215 μ в диаметре, темнокоричневые. Придатки многочисленные, густо переплетающиеся между собой вокруг клейстокарпия, бесцветные, изогнутые или более или менее прямые, на концах или у основания неправильно повторно разветвленные, до 100 μ длиной. Сумки булавовидные или эллипсоидальные, 85—110×30—40 μ, на удлиненных ножках, в очень прочных пучках.

Споры слегка коричневые, эллипсоидальные, 24—38×18—23 μ.

На листьях *Taraxacum* sp. — Киргизия: Пржевальск (по сообщению А. Поспелова). На *T. glaucanthum* (Led.) DC. — Курдистан. На *T. montanum* DC. — Малая Азия (по Ячевскому).

Compositae — Launaea (Zollikoferia)

29) f. **zollikoferiae** (Jacz.).

Syn.: *Leveillula taurica* Arn. f. *zollikoferiae* Jacz. Ячевский, Мучн.-росян. гр. (1927) 406.

Грибница обильная, в виде рыхло-войлочного налета, широко простирающегося по ветвям и на листьях обвертки корзинок, затем уплотняющаяся до плотной пленки, вначале белая, затем слегка желтоватая.

Первичные конидии ланцетовидные, 39—55×13—18 μ, вторичные более изменчивые, ланцетовидные, до 55 μ длиной и 13—20 μ толщиной.

Клейстокарпии отсутствуют.

На *Launaea (Zollikoferia) acanthodes* Boiss. — Иран, Хорасанская провинция.

Compositae — Thevenotia (Atractylis)

5. **Leveillula thevenotiae** (Jacz.).

Syn.: *Leveillula taurica* Arn. f. *thevenotiae* Jacz. Ячевский, Мучн.-росян. гр. (1927). 406.

Поверхностная грибница на обеих сторонах слабо заметная при наличии сильного опушения листьев.

Первичные конидии ланцетовидные, 33—47×15—19 μ с очень грубыми, неравномерно расположенными и различными по величине округлыми бородавками, в виде взбухающих участков оболочки (видимо пектиновые вещества оболочки), вторичные — более разнообразные по форме, обычно эллипсоидальные или продолговато-эллипсоидальные, с такой же скульптурой оболочки и такой же величины, как и первичные (рис. 17).

Клейстокарпии очень обильные, преимущественно на нижней стороне листьев, ясно заметные, темнокоричневые, почти черные, 150—220 μ в диаметре, с плохо различимой структурой оболочки, но с просвечивающими сумками, создающими впечатление клеточной структуры перидия. Придатки многочисленные, часто довольно густо переплетающиеся друг с другом, хорошо различимые, сохраняющиеся, 70—150 μ длиной и до 5 μ толщиной, извилистые или коленчатые, часто неправильно разветвленные, с густо и неравномерно расположенными взбухающими участками оболочки. Клейстокарпии при надавливании раскрываются с образованием 4 более или менее равных лопастей. Сумки эллипсоидальные, часто неправильные. 70—95×30—38 μ, на хорошо выраженных ножках, прочно

сидящие внутри клейстокарпиев и с трудом выдавливаемые из полости плодового тела, обычно с неровными контурами (рис. 18).

Споры числом по 2 в сумке, с не вполне ясными контурами, эллипсоидальные.

Рис. 17. *Leveillula thevenotiae* (Jacz.) Первичные конидии.

На листьях и обертках корзинок *Thevenotia persica* Boiss. (*Atractylis persica* DC.). — Туркменистан (по Ячевскому); Иран; пров. Хорасан, близ Рума.

Морфологические особенности описанной формы представляют большой интерес. Прежде всего обращает на себя внимание слабо развитый поверхностный мицелий, почти незаметный макроскопически и обнаруживаемый в небольшом количестве под микроскопом. Возможно, что это связано с очень сильным опушением листьев.

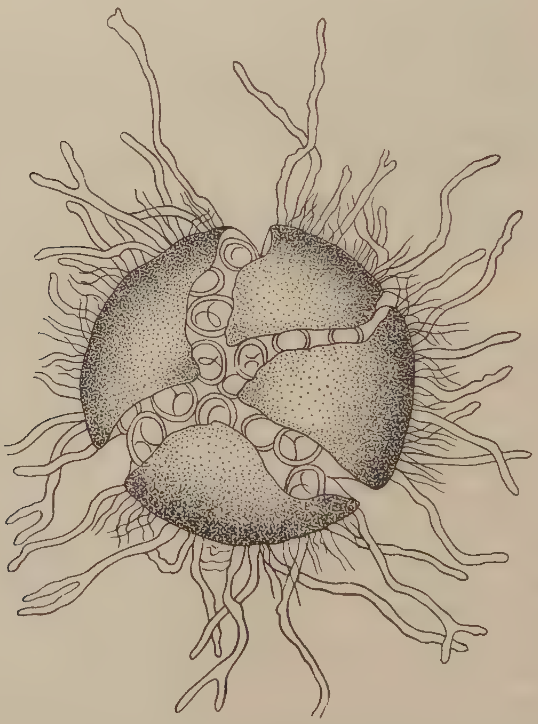


Рис. 18. *Leveillula thevenotiae* (Jacz.). Клейстокарпии (разрыв лопастями).

Конидии и придатки клейстокарпиев и частично вегетативный мицелий очень богаты, повидимому, пектиновыми веществами, которые обнаруживаются в виде взбухающих участков оболочки. По этой причине они кажутся под микроскопом, особенно после подогревания, грубо и неравномерно бородавчатыми.

Интересной особенностью является способ раскрывания клейстокарпиев, с образованием при разрыве оболочки крестообразными трещинами постоянно 4 лопастей. Лопастевидные разрывы наблюдаются всегда, если клейстокарпий лежит под покровным стеклом своей вершиной кверху. Основание клейстокарпия, как более прочное образование, не разрывается. Сумки при надавливании на клейстокарпий почти не выдавливаются наружу и имеют, как правило, особенно в недостаточно зрелом состоянии, грубо неровные контуры. Видимо, оболочки сумок могут ослизняться и склеиваться.

Labiatae

6. **Leveillula labiatarum** Golov.

Syn.: *Leveillula taurica* Arn. Les Arterinees, II (1921) 92.

Грибница всегда хорошо развитая, плотная, войлочная, вначале в виде отдельных угловатых пятен, ограниченных жилками листа, затем широко распространяющаяся.

Первичные конидии ланцетовидные, более или менее медленно суживающиеся к вершине, 27—76×11—31 μ, в среднем 44×15—18 μ. Отношение длины конидий к их ширине — 1.5—5.3, в среднем 2.4—3.4.

Клейстокарпии резко вдавленные вверху, 130—280 μ в диаметре. Придатки многочисленные, хорошо развитые, извилистые или ломкие, не сохраняющиеся, коричневые у основания. Сумки в большом числе, цилиндрические, неравнобокие или иногда неправильные.

Споры числом 2 в сумке.

Вид, достаточно характерный по форме и величине конидий и отношению их длины к ширине и по величине клейстокарпиев. Морфологически *Leveillula labiatarum* можно разбить на ряд форм, отличающихся морфологически и паразитирующих на определенных родах сем. *Labiatae.*

Labiatae — Ballota

1) f. **ballotae** Golov. f. nov.

Syn.: *Oidium gigasporum* Scalia. Fungi Sic. Orient. III (1902) 15.

Грибница на нижней стороне листа, на слабо заметных, затем на более ясных желтоватых расплывчатых пятнах.

Конидии ланцетовидные, к вершине суживающиеся, 50—75×24—31 μ.

На листьях *Ballota rupestris* Vis. — в Сицилии.

Labiatae — Dracocephalum

2) f. **dracocephali** Golov. f. nov.

Грибница плотная, войлочная, вначале в виде отдельных пятен, затем сливающихся и образующих сплошной налет на обеих сторонах листа.

Первичные конидии ланцетовидные, с закругленным или усеченным, иногда несколько расширенным или суженным основанием 39—54×13—19 μ, вторичные — цилиндрические с закругленной вершиной, иногда к основанию суженные, у основания усеченные или закругленные.

Клейстокарпии многочисленные, погруженные в сплетение мицелия, сверху сильно вдавленные, темнокоричневые, почти черные, 146—195 μ в диаметре, с неясно выраженными клетками перидия. Придатки многочисленные, хорошо развитые, извилистые, бородавчатые, ветвящиеся, до 8 μ толщиной, окрашенные у основания и к вершине светлеющие, очень грубые. Иногда клейстокарпии голые, при обламывающихся придатках. Сумки многочисленные, цилиндрические, неравнобокие и эллипсоидальные, со слабо заметным перехватом на вершине или без него, 67—97×24—34 μ, на короткой, хорошо выраженной ножке (рис. 19).

Споры по 2 в сумке, яйцевидные, или эллипсоидальные, 27—34×
×15—19 μ.

На *Dracocephalum integrifolium* Bge. — Таджикистан: Матчинский район, Зеравшанский хребет, сел. Мадрушкат; Казахстан: горы Кара-Тау.

Labiatae — Eremostachys

3) f. **eremostachydis** Golov. f. nov.

Грибница войлочная, в виде отдельных пятен разнообразной формы на обеих сторонах листовой пластинки.

Первичные конидии ланцетовидные или широко ланцетовидные, у основания усеченные, иногда несколько суженные или закругленные,

Рис. 19. *Leveillula labiatarum* Golov. f. *dracocephali* Golov. Клейстокарпии и сумки.

27—61×12—18 μ, вторичные — цилиндрические, иногда книзу несколько суживающиеся, часто бородавчатые, 36—50×13—18 μ.

Клейстокарпии редко разбросанные, погруженные в сплетение грибницы, темнокоричневые, до черных, сверху вдавленные, 160—170 μ в диаметре, с неясно выраженными клетками перидия. Придатки многочисленные, хорошо развитые, бородавчатые, коленчатые, ветвящиеся, слабо окрашенные у основания. Сумки в большом числе, цилиндрические, эллипсоидальные, неравнобокие, иногда несколько изогнутые, с перехватом в верхней части, иногда слабо заметным или его совсем нет, 72—87×29—36 μ, на хорошо выраженной ножке.

Споры по 2 в сумке, эллипсоидальные, иногда яйцевидные, 29—36×
×14—19 μ.

На *Eremostachys labiosa* Bge. — Туркменистан: Бадхыз, хребет Гяз-Гядык. На *Eremostachys* sp. — Южн. Киргизия: Базар-Курганский район, Арсланбоб.

Labiatae — Lagochilus (Chlainanthus

4) f. **lagochili** Golov. f. nov.

Грибница главным образом на листьях и чаще на чашелистиках, обильная, войлочно-паутинистая, белая.

Первичные конидии ланцетовидные, суживающиеся к вершине, 40—54×13—18 μ, вторичные — цилиндрические или слегка расширяющиеся к вершине, на вершине закругленные, такой же величины, как и первичные.

Клейстокарпии разбросанные, сверху сильно вдавленные, погруженные в сплетение грибницы, темнокоричневые, почти черные, 160—200 μ в диаметре, с бесцветными, коленчатыми, ветвистыми придатками. Сумки с хорошо выраженной ножкой и с перехватом в верхней части, часто отсутствующим или неясно выраженным, 67—95×26—37 μ, цилиндрические, эллипсоидальные или однобокие. Ножки до 40 μ длиной.

Споры по 2 в сумке, 16—20×34—36 μ.

На *Lagochilus* sp. — Узбекистан: Тарнау, близ Ташкента (Среднеазиатская станция ВИР); Чаткальский хребет, восточный склон, правый берег р. Сандалаш, у правого берега долины Чаш-Су (1200—1250 м); Казахстан: горы Кара-Тау, ущелье Табак-Булак, гора Абалы-Джон. На *L. cabulicus* Benth. — Казахстан: зап. Тянь-Шань, Ак-Таш. На *L. diacanthophyllus* (Pall.) Benth. — Узбекистан: Чаткальский хребет, р. Сандалаш. На *L. platycalyx* Schrenk. [*Chlainanthus platycalyx* (Schrenk) Briq.] — Узбекистан: Чаткальский хребет, долина Чеш-Су. На *Lagochilus* sp. — Казахстан: долина р. Чу.

Labiatae — Marrubium

5) f. **marrubii** (Jacz.).

Syn.: *Leveillula taurica* Arn. f. *marrubii* Jacz. Ячевский, Мучн.-росян. гр. (1927) 409.

Грибница преимущественно на нижней поверхности листьев в виде желтоватых войлочных участков, отграниченных друг от друга жилками листа.

Первичные конидии ланцетовидные, на вершине заостренные, у основания усеченные, реже закругленные, 42—55×18—20 μ, вторичные — чаще эллипсоидальные или иногда продолговато-эллипсоидальные, такой же величины, как и первичные.

Клейстокарпии сверху вдавленные, коричневые, погруженные в сплетение мицелия, 150—180 μ в диаметре, тонкостенные, с обламывающимися и почти не сохраняющимися придатками. Сумки эллипсоидальные, булавовидные или яйцевидные, 85—120×35—45 μ (по Ячевскому 80—150×35—50 μ), на хорошо выраженных ножках, толстостенные (до 3 μ), часто с желтоватыми крупными каплями масла.

Споры по 2 в сумке, эллипсоидальные, иногда неправильные, 38—40×15—18 μ (по Ячевскому 40×18 μ).

На *Marrubium lanatum* Benth. — Киргизия: Таласская обл. На *M. praecox* Jannu. — б. Курская губ. и б. Донская обл. На *Marrubium* sp. — б. Терская обл., Закавказье (по Ячевскому). На *M. propinquum* — Азербайджан: Ганджа.

Ячевский отмечает нахождение формы на *M. peregrinum* L. и M. *vulgare* L. в Болгарии и Югославии.

Labiatae — Nepeta

6) f. **nepetae** (Jacz.).

Syn.: *Leveillula taurica* Arn. f. *nepetae* Jacz. Ячевский, Мучн.-росян. гр. (1927) 410.

Грибница плотная, войлочная, образующая сплошной налет на листьях, чашелистиках и стеблях.

Первичные конидии ланцетовидные, с закругленным основанием, 34—77×11—27 μ, в среднем по форме 50.9×14.9 μ. Отношение длины к ширине 2.3—5.3, в среднем 3.4. Вершина кривой по длине конидий 47.25 μ, по ширине — 13.5 μ (из 200 промеров). Вторичные конидии цилиндрические, иногда со вздутой и закругленной вершиной, иногда усеченные на вершине и у основания, 51×19 μ.

Клейстокарпии многочисленные, плотно сидящие в сплетении грибницы, сверху вдавленные, темнокоричневые, почти черные, 154—235 μ в диаметре. Придатки хорошо развитые, ломкие, извилистые, бородавчатые, ветвистые, окрашенные. Сумки многочисленные, цилиндрические, иногда вздутые на вершине, неравнобокие, с слабо заметным перехватом в верхней части или без него, 88—104×27—34 μ, на хорошо выраженной короткой ножке.

Споры в сумке числом по 2, эллипсоидальные, 28—36×13—18 μ.

На *Nepeta podostachys* Benth. — Таджикистан: Памир, по р. Шах-Дара, окр. сел. Сейдж, сел. Тавдым, по р. Шах-Дапа (2400 м), Зеравшанский хребет, Матчинский район, сел. Мадрушкат, Туркестанский хребет, по р. Алтын-Кол, южный склон (подъем на перевал Шахристан); Казахстан: Бастандыкский район, горы Каржан-Тау. На *Nepeta coeruleum* L. — Таджикистан: Горный Зеравшан (по Комарову).

Labiatae — Phlomis

7) f. **phlomidis** (Jacz.).

Syn.: *Erysiphe Duriaei* Lév. Disposition métodique des espèces du genre Erysiphe (1851) 165. — *Leveillula taurica* Arn. f. *phlomidis* Jacz. Ячевский, Мучн.-росян. гр. (1927) 410.

Грибница почти исключительно на нижней поверхности листовой пластинки, реже в слабой степени и на верхней поверхности листа, вначале в виде отдельных пятен между жилками, затем разрастающаяся.

Первичные конидии широко эллипсоидальные, закругленные у вершины или кверху суживающиеся, 34—80×12—24 μ, в среднем по форме 45×19 μ. Отношение длины к ширине 1.5—3.6, в среднем 2.5. Вершина кривой по длине конидий 47.25 μ, по ширине — 20.25 μ (из 200 промеров). Вторичные конидии удлиненные, бочонкообразные, реже цилиндрические, с закругленной вершиной, 50—55×14—20 μ. (Ячевский, не характеризуя конидий, указывает для них размеры 28—38×14—15 μ).

Клейстокарпии обильные, хорошо заметные, обусловливающие своим обилием серый цвет налета, сильно сверху вдавленные, 154—280 μ (по Ячевскому 150—200 μ, по Запрометову на *Phlomis salicifolia* 60—180 μ), с многочисленными гибкими коленчатыми или узловатыми ветвистыми придатками, до 5 μ в диаметре, к вершине суживающимися (Ячевский указывает, что придатки бывают бесцветные или окрашенные). Сумки эллипсоидальные, часто однобокие, с хорошо выраженной ножкой и с перехватом в верхней части, иногда слабо выраженным, 72—108×30—38 μ (по Ячевскому 85—90×35—38 μ, по Запрометову на *Phl. salicifolia* 60—70×28—35 μ).

Споры по 2, очень редко по 3 в сумке, 27—42×14—16 μ (по Ячевскому 33—38×18 μ, по Запрометову на *Phl. salicifolia* 25—35×18 μ), эллипсоидальные, реже широко эллипсоидальные.

На *Phlomis pratensis* Kar. et Kir. — Киргизия: Иссык-Кульская обл., Тюпский район, на *Phl. salicifolia* Bunge. — Узбекистан: р. Ангрен; Ташкент; б. Туркестан (по Ячевскому); Казахстан; б. Аулиеатинский у.

(по Запрометову). На *Phlomis sp.* — Узбекистан: Хавастский район, сел. Ходжа-Пскем; Ташкент; по р. Ангрен, левый берег у сел. Аблык. Таджикистан: Туркестанский хр. На *Phl. herba venti* L. — б. Херсонская губ. На *Phl. pungens* Willd. — Воронежская, Курская, б. Херсонская, Саратовская, б. Самарская, Харьковская, Астраханская губ., б. Терская обл., в Крыму и в Закавказье (по Ячевскому).

Форма распространена на *Phl. herba venti* L. и *Phl. tuberosa* L. в южн. Франции (Léveillé, 1851); на *Phl. pungens* L. в Румынии (Savulescu u. Sandu-Ville, 1929); кроме того, известна из Ирана.

Labiatae — Rosmarinus

8) f. **rosmarini** (Jacz.).

Syn.: *Leveillula taurica* Arn. f. *rosmarini* Jacz. Ячевский, Мучн. росян. гр. (1927) 548.

На *Rosmarinus officinalis* L. — В Кроатии (Skoric, 1926).

Labiatae — Salvia

9) f. **salviae** (Jacz.).

Syn.: *Leveillula taurica* Arn. f. *salviae* Jacz. Ячевский, Мучн.-росян. гр. (1927) 411.

Грибница плотная, войлочная, образующая почти сплошной налет на листьях, разрушающаяся, в силу чего клейстокарпии остаются лежать на листе совершенно свободно. В отдельных случаях грибница слабо развитая, образующая мало заметный налет на нижней стороне листовой пластинки.

Первичные конидии ланцетовидные, с суженным и усеченным основанием, 30—54×10—23 μ, в среднем по форме 43.2×17.8 μ. Отношение длины к ширине 1.7—3.5, в среднем 2.4. Вершина кривой по длине конидий 40.5—47.25 μ, по ширине — 17.55—18.9—20.25 μ (из 200 промеров). Вторичные конидии цилиндрические, с закругленной вершиной, или расширяющиеся к середине и с усеченной вершиной и основанием.

Клейстокарпии многочисленные, разбросанные, сверху сильно вдавленные, темнокоричневые, почти черные, 130—178 μ в диаметре. Придатки хорошо развитые, извилистые, бородавчатые, ветвящиеся, ломкие, бесцветные. Сумки многочисленные, цилиндрические, эллипсоидальные, неравнобокие, с ясно выраженным, реже слабо заметным перехватом в верхней части, 74—96×23—35 μ, на хорошо выраженной, иногда удлиняющейся ножке.

Споры по 2 в сумке, яйцевидные, 27—36×16—18 μ.

На *Salvia nutans* L. — Сталинградская обл. На *S. virgata* Ait. — Узбекистан: Тарнау близ Ташкента (Среднеазиатская станция ВИР). На *S. silvestris* L. — Киргизия: окр. Фрунзе.

Ячевский указывает распространение формы на *S. amplexicaule* Lam. в Югославии.

П р и м е ч а н и е. На *Salvia nutans*, судя по образцам из Сталинградской обл. (окр. г. Камышина), развитие грибницы и образование клейстокарпиев имеет характер несколько необычный. Налет грибницы и конидиальные спороношения здесь развиты в виде мало заметных паутинистых пятен и исключительно на нижней стороне листовой пластинки. Такого характера налет образуется в самом начале заметного развития видов *Leveillula*, когда имеет место выход конидиеносцев из тканей листа и формирование вторичного мицелия. Однако, судя по массовому образованию вполне зрелых клейстокарпиев, можно говорить о том, что гриб

уже завершил здесь свой период вегетации и дальнейшего развития грибницы уже ожидать не приходится.

Labiatae — Satureja

10) f. **saturejae** Golov. f. nov.

Грибница слабо развитая, в виде слегка буро-желтоватого налета на листьях — с нижней стороны или на стеблях и ветвях, маскирующаяся опушением.

Первичные конидии ланцетовидные, иногда почти эллипсоидальные, у вершины суженные и у основания закругленные, 40—56×16—20 μ, вторичные эллипсоидальные, иногда несколько расширяющиеся к вершине, таких же размеров, как и первичные.

Клейстокарпии на стеблях — в углублениях между ребрами или между жилками на прицветных листьях и чашелистиках, темные, почти черные, 180—210 μ в диаметре, с неразличимой структурой оболочки. Придатки короткие, до 100 μ длиной, многочисленные, простые или разветвленные, часто рудиментарные, коричневые. Сумки неправильной, часто уродливой формы или эллипсоидальные, 80—100×40—55 μ, на хорошо выраженных ножках. Споры числом по 2 в сумке, эллипсоидальные, 30—32×18—20 μ.

На *Satureja intermedia*. — Крым, Никитский ботанический сад.

Labiatae — Scutellaria

11) f. **scutellariae** (Jacz.).

Syn.: *Leveillula taurica* Arn. f. *scutellariae* Jacz. Ячевский, Мучн. росян. гр. (1927) 411.

Грибница войлочная, вначале в виде отдельных пятен, затем сливающихся и образующих почти сплошной налет на листьях и стеблях.

Первичные конидии ланцетовидные, 45.9×16.2 μ, вторичные — цилиндрические, с закругленной вершиной или иногда с усеченной вершиной и основанием.

Клейстокарпии редко разбросанные, погруженные в сплетение грибницы, сверху вдавленные, коричневые, 122—170 μ в диаметре. Придатки многочисленные, хорошо развитые, извилистые, узловатые, ветвящиеся, до 7 μ толщиной, окрашенные у основания и к вершине более светлые. Сумки многочисленные, эллипсоидальные, эллипсоидально-цилиндрические и неравнобокие, с перехватом на вершине, 73—96×24—34 μ, на хорошо развитой, иногда удлиняющейся ножке.

Споры в сумке числом 2, эллипсоидальные, 28—30×17—20 μ.

На *Scutellaria* sp. — Узбекистан: Самарканд, у оз. Мальгузар (по Запрометову); Таджикистан: Туркестанский хребет, южный склон (подъем на перевал Шахристан); Зеравшанский хребет, по дороге от сел. Рарз до Обурдон; южн. Казахстан: Бастандыкский район, горы Каржан-Тау, Ак-Таш.

Ячевский указывает распространение формы на *Scutellaria multicaulis* Boiss. в Иране.

Labiatae — Teucrium

12) f. **teucrii** (Jacz.).

Syn.: *Ovulariopsis teucrii* Jaap Ann. Mycol. XIV (1916) 40. — *Leveillula taurica* Arn. f. *teucrii* Jacz. Ячевский, Мучн.-росян. гр. (1927) 411.

Налет грибницы войлочный, на нижней стороне листьев, разрушающийся и исчезающий.

Первичные конидии ланцетообразные, 50—70×18—20 μ.

Клейстокарпии, остающиеся свободными при разрушении грибницы, темнокоричневые, почти черные при созревании, 140—200 μ в диаметре. Придатки многочисленные, образующие густое сплетение вокруг клейстокарпиев, коричневые у основания или почти по всей длине, изогнутые или извилистые, до 100 μ длиной, неправильно разветвленные, ломкие. Сумки булавовидные или эллипсоидальные, 80—90×30—45 μ.

Споры бледнокоричневые, 28—35×15—20 μ, иногда по 3 в сумке.

На листьях *Teucrium chamaedrys* L. — Краснодарский край, Закавказье.

Форма известна на *T. chamaedrys* L. в Албании и Югославии и на *T. polium* L. в Румынии.

Malvaceae

7. Leveillula malvacearum Golov.

Syn.: *Leveillula taurica* Arn. l. c.

Грибница хорошо развитая, плотная, войлочная, в виде отдельных угловатых пятен, ограниченных жилками листа.

Первичные конидии ланцетовидные, 56—80×9—22 μ, в среднем 45—51×15—17 μ. Отношение длины к ширине 1.3—5.4; в среднем 2.5—3.3.

Клейстокарпии, сравнительно, редкие, поздно образующиеся, 121—220 μ в диаметре. Придатки более или менее хорошо развитые, многочисленные, извилистые, ветвистые. Сумки многочисленные, прямые или изогнутые, нередко неравнобокие.

Споры числом 2 в сумке, эллипсоидальные.

Вид, встречающийся на различных представителях сем. *Malvaceae*, характерный величиной конидий и отношением их длины к ширине, как и величиной клейстокарпиев, распадающийся по морфологическим признакам на ряд форм, специализированных по родам семейства.

Некоторые формы *Leveillula malvacearum* представляют собой важные в практическом отношении объекты (f. *gossypii*, f. *hibisci* и др.).

Malvaceae — Althaea

1) f. **althaeae** (Jacz.).

Syn.: *Leveillula taurica* Arn. f. *althaeae* Jacz. Ячевский, Мучн.-росян. гр. (1927) 411.

Грибница обильная, белая, войлочная, покрывающая обе поверхности листовой пластинки, часто сплошным налетом. На верхней стороне листа грибница развивается позже (рис. 1).

Первичные конидии ланцетовидные, кверху заостренные, 34—80××11—26 μ, в среднем по форме 51.2×15.4 μ. Отношение длины к ширине 2.1—5.4; в среднем 3.39. Вершина кривой по длине конидий 45.9 μ, по ширине — 13.5 μ (из 200 промеров). Вторичные, последовательно образующиеся конидии, — цилиндрические, эллипсоидальные или реже яйцевидные, 42—53×15—20 μ.

Клейстокарпии погруженные в мицелий, слабо заметные, образующиеся во вторую половину лета, 150—180 μ в диаметре, с перидием из мелких, 7—9 μ в диаметре, почти округлых клеток. Придатки многочисленные, извилистые, ветвистые, бесцветные. Сумки числом до 20, прямые или изогнутые, часто однобокие, 84—103×27—35 μ, с хорошо заметной ножкой.

Споры по 2 в сумке, 27—32×9—16 μ.

На *Althaea ficifolia* (L.) Cav. и *Althaea sp.* — Узбекистан: Ташкент, Тарнау; долина р. Ангрен у сел. Аблык; Таджикистан: Горный Зеравшан (по Комарову). На *Althaea nudiflora* Lindl. — Узбекистан: Ташкент;

Хавастский район; берег р. Ангрен, сел. Аблык; Таджикистан: Памир, сел. Хабос по р. Шах-Дара; южн. Киргизия: Арсланбоб Базар-Курганского района; Казахстан: Бастандыкский район, горы Каржан-Тау, Ак-Таш. На *Althaea sp.* — Киргизия, Фрунзе.

Ячевский указывает распространение формы в Средней Азии и в Курдистане (на *A. curdica* Schlecht.).

Malvaceae — Gossypium

2) f. **gossypii** (Zaprometov).

Syn.: *Leveillula taurica* Arn. f. *gossypii* Zaprometov. Запрометов, Мучн. роса хлопчатника, Хлопковое дело, № 1 (1930).

Грибница плотная, войлочная, вначале в виде отдельных пятен различной формы и величины, затем сливающихся, на верхней и нижней стороне листовой пластинки (рис. 20).

Первичные конидии ланцетовидные, постепенно расширяющиеся к середине, суженные и усеченные у основания, 40—57×9—20 μ, вторичные цилиндрические, несколько расширенные и закругленные на вершине, иногда суженные, и закругленные или усеченные у основания, 36—49×11—16 μ (рис. 21).

Клейстокарпии шаровидные, темнокоричневые, погруженные в сплетение грибницы, 162—211 μ в диаметре. Придатки коленчатые, ветвистые, бесцветные, плохо сохраняющиеся. Сумки числом до 15 в клейстокарпии, эллипсоидальные или эллипсоидально-цилиндрические, реже неравнобокие, с ясно выраженным перехватом в верхней части, 95—110×35—37 μ, на хорошо выраженной, короткой, иногда удлиняющейся ножке.

Споры по 2 в сумке, яйцевидные или эллипсоидальные, 24—31×14—19 μ.

На *Gossypium lanceoforme* L. — Узбекистан, Ташкент, учебн. хоз. Ташсхи. На *G. hirsutum* L. — Таджикистан: долина р. Вахш. На *G. barbadense* L. — (сорт Ашемуни) Байрам-Али (по Запрометову) и в других южных районах Туркменской ССР и Таджикской ССР.

Форма впервые была описана и затем изредка встречалась в южных районах Средней Азии, но заметного экономического значения не имела, однако в последние 3—4 года получила распространение в ряде южных районов Туркменистана, где поражение хлопчатника достигает значительных размеров.

Malvaceae — Hibiscus

3) f. **hibisci** (Zaprometov).

Syn.: *Leveillula taurica* Arn. f. *hibisci* Zaprometov. Запрометов, Болезни нов. луб. культ. в Ташкенте, За новое волокно, № 89 (1931) 62.

Грибница рыхлая, войлочная, вначале в виде отдельных пятен, различной формы и величины, затем сливающихся и образующих почти сплошной налет на верхней и нижней сторонах листа. В месте поражения на листьях хорошо заметны с верхней стороны фиолетовые пятна.

Первичные конидии ланцетовидные, книзу несколько суживающиеся и усеченные у основания, 28—65×9—20 μ, в среднем по форме 48.8×14.8 μ. Отношение длины к ширине 2.05—4.7, в среднем 3.3. Вершины кривой по длине конидий 47.25 μ и по ширине — 13.5 μ (из 200 промеров) (рис. 22). Вторичные конидии цилиндрические, кверху расширяющиеся и закругленные на вершине, у основания иногда закругленные и усеченные, 45—54×14—16 μ.

Клейстокарпии не найдены. Запрометов находил незрелые клейстокарпии 155—165 μ в диаметре.

Рис. 20. *Leveillula malvacearum* Golov. f. *gossypii* (Zaprometov) на листьях хлопчатника.

На *Hibiscus cannabinus* L. — Узбекистан: Ташкентская обл. На *H. trionum* L. — Киргизия: Джелал-Абад.

Форма нередко поражает в сильной степени листья культурного кенафа (*H. cannabinus* L.).

4) f. **malvae** (Jacz.).

Syn.: *Erysiphe armata* Sorokine, Revue mycol. XI (1889) 146. — *Leveillula taurica* Arn. f. *malvae* Jacz. Ячевский, Мучн.-росян. гр. (1927) 412.

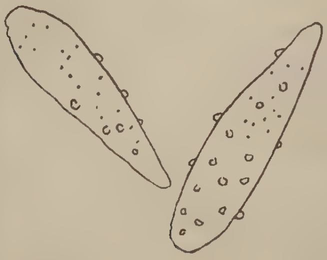


Рис. 21. *Leveillula malvacearum* Golov. f. *gossypii* (Zaprometov). Первичные конидии.

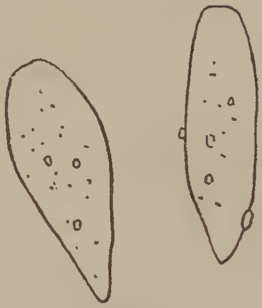


Рис. 22. *Leveillula malvacearum* Golov. f. *hibisci* (Zaprometov). Первичные конидии.

Грибница плотная, войлочная, покрывающая сплошь листья с нижней и верхней поверхности.

Первичные конидии ланцетовидные, с заостренной вершиной, 31—62×12—22 μ, в среднем по форме 44.77×17.4 μ. Отношение длины к ширине 1.3—4.1, в среднем 2.5. Вершина кривой по длине конидий 47.25 μ, по ширине — 20.25 μ (из 200 промеров) (рис. 23).

Клейстокарпии многочисленные, погруженные в грибницу, сильно сверху вдавленные, темнокоричневые, почти черные, 122—219 μ в диаметре. Клетки перидия плохо различимы. Придатки без ясных перегородок, многочисленные, разветвленные, до 120 μ длиной и 6—7 μ толщиной (Ячевский указывает, что придатки расположены в нижней части клейстокарпия, короткие, бесцветные или слабо коричневые, простые или неправильно разветвленные). Сумки числом до 26 в клейстокарпии, эллипсоидальные, часто неравнобокие, с перехватом в верхней части, 67—88×27—29 μ, на длинной, часто изогнутой ножке, до 19.5 μ длиной (по Ячевскому сумки числом 18—25, продолговато-эллипсоидальные или яйцевидные, 45—50×20—22 μ).

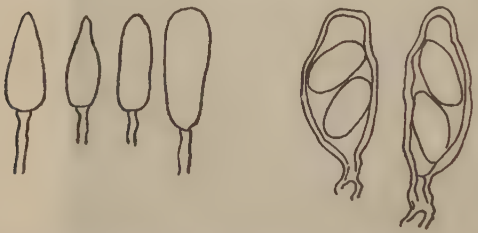


Рис. 23. *Leveillula malvacearum* Golov. f. *malvae* (Jacz.). Первичные и вторичные конидии и сумки со спорами.

Споры по 2 в сумке, эллипсоидальные, 25—27×15—16 μ (по Ячевскому 10.4 μ).

На *Malva* sp. — Узбекистан: Тарнау близ Ташкента (Среднеазиатская станция ВИР). На *M. rotundifolia* L. (*M. neglecta* Wallr.). — Узбекистан: Ташкент, Бот. сад; Таджикистан: Памир, сел. Имц, по р. Бартанг.

III. Sectio Longispora

Первичные конидии крупные, очень длинные и относительно узкие, до 80 μ в длину и до 24 μ в диаметре (32—80×8—24 μ), со средним отношением длины конидий к их ширине у разных видов от 3.1 до 4.37 (колебания от 1.9 до 7.33).

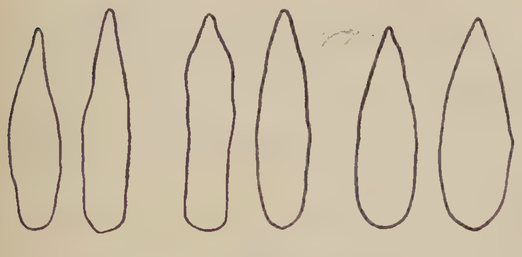


Рис. 24. Первичные конидии, характерные для видов секции *Longispora*. *1* — *Leveillula leguminosarum* Golov. f. *alhagi*; *2* — f. *cytisi*; *3* — *L. bignoniacearum* Golov. f. *incarvilleae*; *4*— f. *catalpae*; *5* — *L. lanata* Golov. f. *euphorbiae*; 6 — f. *chrozophorae*.

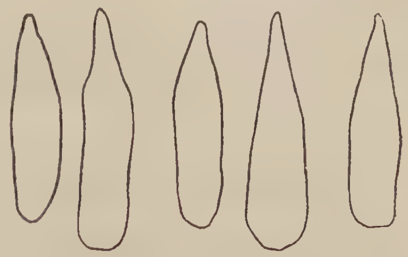


Рис. 25. Первичные конидии, характерные для видов секции *Longispora*. *1* — *Leveillula ranunculacearum* Golov. f. *clematidis*; *2* — f. *thalictri*; *3* — *L. taurica* Arn. f. *pegani*; *4* — f. *zygophylli*; *5* — *L. saxifragacearum* Golov. f. *ribis*.

Клейстокарпии 75—275 μ в диаметре (табл. 3, рис. 24 и 25).

Таблица 3

Величина конидий и клейстокарпиев в секции *Longispora*

Названия семейств питающих растений	Характеристика первичных конидий				Величина клейстокарпиев μ
	колебания в размерах μ	средние размеры μ	отношения	средние отношения	
Zygophyllaceae . . .	34—80 × 8—24	54—63 × 9—22	2.18—6	3.8—4.03	113—206
Asclepiadaceae . . .	37—80 × 10—22	—	—	—	137—220
Datiscaceae	35—79 × 8—20	55—58 × 13—14	2.0—6.5	3.6—4.5	162—226
Leguminosae	32—79 × 8—21	46—59 × 13—17	2.0—6.5	3.1—3.9	81—226
Saxifragaceae	36—79 × 11—19	56 × 13	2.8—7.38	4.03	137—220
Papaveraceae	42—76 × 7—17	—	—	—	75—250
Bignoniaceae	40—74 × 8—19	57 × 13—14	2.6—6.8	4.07—4.37	131—230
Ranunculaceae . . .	65—72 × 8—18	54—63 × 13—14	2.8—6.8	4.1—4.3	105—243
Dipsacaceae	35—72 × 8—20	55 × 14	2.0—6.4	3.6	145—202
Euphorbiaceae . . .	39—72 × 9—22	52—55 × 12—20	1.9—6.1	3.3—4.4	121—275
Rosaceae	59—70 × 11—14	—	4.1—6.4	—	146—202
Thymelaeaceae . . .	34—70 × 8—17	52 × 12	2.7—7.0	4.19	129—218

Asclepiadaceae

8. Leveillula asclepiadacearum Golov.

Syn.: *Leveillula taurica* Arn. l. c.

Грибница войлочная или в виде плотной пленки, отдельными пятнами различной величины или покрывающая всю или почти всю поверхность листа на нижней стороне или на обеих сторонах листа, вначале белая, затем желтовато-кремовая.

Первичные конидии ланцетовидные, 37—80×10—22 μ. Вторичные конидии цилиндрические или булавовидные 39—65×14—22 μ.

Клейстокарпии погруженные в сплетение грибницы, часто почти незаметные, 137—220 μ в диаметре. Придатки хорошо развитые, извилистые или коленчатые, разветвленные. Сумки цилиндрические или булавовидные, 66—100×25—35 μ, на хорошо выраженных, часто очень длинных ножках.

Споры в сумке числом 2, реже только одна, продолговато-эллипсоидальные, 24—38×15—20 μ.

На растениях сем. *Asclepiadaceae.*

Asclepiadaceae — Asclepias

1) f. **asclepiadeae cornuti** Golov. f. nov.

Грибница плотная, войлочная, в виде отдельных пятен различной величины и формы на нижней стороне листа.

Первичные конидии ланцетовидные, 37—58×10—17 μ, вторичные — бородавчатые, цилиндрические или булавовидные, 39—57×13—19 μ.

Клейстокарпии редко разбросанные, погруженные в сплетение мицелия, темнокоричневые, почти черные, 138—211 μ в диаметре. Придатки хорошо развитые, бородавчатые, извилистые, коленчатые, вильчато разветвленные, у основания окрашенные, к концам бесцветные. Сумки многочисленные, цилиндрические, неравнобокие, иногда с перехватом в верхней части, 66—88×26—35 μ, на хорошо выраженных ножках.

Споры в сумке числом 2, реже только одна, эллипсоидальные, реже удлиненно-эллипсоидальные, 24—35×15—18 μ.

На *Asclepias* sp. — Узбекистан: Тарнау близ Ташкента. На *A. cornuti* Decn. — Киргизия: Фрунзе.

Форма на *A. curassavica* (см. стр. 297), описанная (Scalia, 1902) в Сицилии как *Oidiopsis sicula* и собранная затем в Алжире Мэром, значительно отличается от формы, встречающейся на других видах *Asclepias* на юге Европейской части СССР и в Средней Азии. Отличия обнаруживаются прежде всего в цвете налета, который на *A. curassavica* имеет явно красную окраску. На других видах *Asclepias*, на наших образцах, налет обычно белый или только слегка желтеющий.

По цвету и характеру налета на *A. curassavica* трудно признать наличие *Leveillula.* Вместе с тем, как это видно из приводимых диагнозов, отличия обнаруживаются и в размерах конидий, которые на *A. curassavica* несколько длиннее, чем на других видах *Asclepias.* Естественно, что и окраска конидий под микроскопом иная на разных образцах. На *A. curassavica* конидии желтовато-розовые, на других видах *Asclepias* — бесцветные.

С другой стороны, на *A. curassavica* нам не удалось обнаружить на поверхности листа вторичной поверхностной грибницы, в то время как на других видах *Asclepias* эта поверхностная грибница очень хорошо выражена и образует плотный налет на поверхности органов растения, что, вообще говоря, типично для видов *Leveillula.* В связи с этим форма, собранная Мэром в Алжире, и по цвету налета на нижней стороне листа, и по характеру этого налета, состоящего только из конидиеносцев с конидиями при отсутствии поверхностного мицелия, значительно уклоняется от всех остальных видов и форм *Leveillula.* Характерным для *Leveillula* здесь остается только тип конидиальных спороношений и форма конидий, как первичных, так и вторичных, и строение конидиеносцев, отходящих от эндофитного мицелия.

К сожалению мы не имеем образцов, собранных в Сицилии для сравнения их с образцами из Алжира и южных районов СССР.

Допустимо предположить, что в условиях субтропиков клейстокарпии могут нацело выпасть из цикла развития гриба, поскольку сохранение гриба здесь может осуществляться в виде грибницы в тканях питающих растений, равно как и размножение гриба может осуществляться в конидиальной стадии в течение почти всего года. Таким образом, окажется возможным развитие его только в несовершенной стадии (*Oidiopsis*). Изменение окраски конидий с образованием охряно-красного налета несомненно связано с интенсивной инсоляцией и другими климатическими особенностями, характерными для местообитания гриба. Этого же порядка явление мы наблюдаем в других случаях, когда типичный для *Leveillula* налет на *Vincetoxicum* и некоторых других растениях приобретает желтоватый или бледноохряный цвет.

Asclepiadaceae — Vincetoxicum

2) f. **vincetoxici** (Jacz.).

Syn.: *Leveillula taurica* Arn. f. *vincetoxici* Jacz. Ячевский, Мучн.-росян. гр. (1927) 398.

Грибница на обеих сторонах листа, реже на плодах, белая, постепенно желтеющая, покрывающая полностью или почти полностью всю поверхность листовых пластинок как с нижней, так и с верхней стороны. Налет очень обильный, уплотняющийся до прочной пленки, вначале на нижних, а затем и на верхних — молодых листьях.

Первичные конидии ланцетовидные, 50—65×15—22 μ, вторичные — цилиндрические или булавовидные, или обратнобулавовидные, 54—65×15—22 μ.

Клейстокарпии полностью погруженные в сплетение грибницы и почти незаметные, многочисленные, сверху вдавленные, темнокоричневые, 200—220 μ в диаметре, с мелкими, плохо различимыми клетками перидия. Придатки хорошо развитые, многочисленные, извилистые, или коленчатые, иногда рудиментарные, простые или чаще разветвленные, бесцветные или слабо окрашенные у основания. Сумки многочисленные, эллипсоидальные, или часто цилиндрические, прямые или изогнутые, нередко неравнобокие, 80—100×26—33 μ, на хорошо выраженных, часто удлиненных (до 20 μ) ножках.

Споры числом по 2 в сумке, эллипсоидальные или реже продолговато-эллипсоидальные, 33—38×15—20 μ.

На *Vincetoxicum funebre* Boiss. — Иран: пров. Хорасан, горы Табафух.

Bignoniaceae

9. **Leveillula bignoniacearum** Golov.

Мицелий вначале в виде угловатых, ограниченных жилками листа, плотных войлочных пятен на нижней поверхности листовой пластинки, реже переходящий на верхнюю поверхность.

Первичные конидии удлиненные, ланцетовидные, 40—74×8—19 μ, наиболее часто 57×13—14 μ. Отношение длины к ширине 2.6—6.8, в среднем 4.37.

Клейстокарпии 131—230 μ в диаметре. Сумки многочисленные, двуспоровые.

Bignoniaceae — Catalpa

1) f. **catalpae** (Teich.)

Грибница рыхлая, в виде отдельных пятен на нижней стороне листовой пластинки.

Первичные конидии с закругленным, иногда несколько суживающимся основанием, 40—74×8—18 μ, в среднем 57.2×13.4 μ. Отношение длины к ширине 2.6—6.8, в среднем 4.37. Вершины кривой по длине конидий 60.75 μ, по ширине — 13.5 μ (из 200 промеров). Вторичные конидии цилиндрические, усеченные на обоих концах, иногда расширяющиеся к вершине и сверху закругленные, 40—61×12—14 μ.

Клейстокарпии немногочисленные, погруженные в сплетение грибницы, темнокоричневые, 138—203 μ в диаметре. Придатки немногочисленные, слабо развитые, узловатые, простые, бесцветные. Сумки многочисленные, эллипсоидальные или неравнобокие, с перехватом в верхней части, иногда слабо выраженным, 67—88×27—32 μ, на короткой, хорошо выраженной, иногда удлиняющейся ножке.

Споры числом 2 в сумке, эллипсоидальные, иногда широко эллипсоидальные, 17—31×13—15 μ.

На *Catalpa bignonioides* Walt. — Узбекистан: Тарнау близ Ташкента (Среднеазиатская станция ВИР).

Bignoniaceae — Incarvillea

2) f. **incarvilleae** Golov. f. nov.

Грибница, вначале развивающаяся снизу листа, плотная, войлочная, в виде угловатых пятен, ограниченных жилками листа, затем сливающихся, переходящая и на верхнюю поверхность.

Первичные конидии ланцетовидные, заостренные на вершине, 40—74×9—19 μ, в среднем 57.09×14.1 μ, отношение длины к ширине 2.8—5.7, в среднем 4.07. Вершина кривой по длине конидий 60.75 μ, по ширине 13.5 μ (из 200 промеров). Вторичные конидии цилиндрические или расширяющиеся к вершине, с обеих сторон закругленные, прямые или более или менее изогнутые, 46—62×13—15 μ, на очень длинных конидиеносцах.

Клейстокарпии редко разбросанные, сверху сильно вдавленные, погруженные в грибницу, темнокоричневые, почти черные, 162—230 μ в диаметре. Сумки с перехватом в верхней части, эллипсоидальные или мешковидные, часто неравнобокие и изогнутые, 88—119×22—35 μ.

Споры числом 2 в сумке, 30—34×19—20 μ, эллипсоидальные.

На *Incarvillea Olgae* Rgl. — Таджикистан: Зап. Памир, долина р. Пяндж, окр. сел. Дармархт, по р. Шах-Дара у сел. Рош-Кала, по р. Бартанг у сел. Имц, по р. Гунт у сел. Ван-Кала.

Datiscaceae

10. **Leveillula datiscacearum** Golov.

Syn.: *Leveillula taurica* Arn. l. c.

Грибница плотная, войлочная, характерная для рода в целом.

Первичные конидии ланцетовидные, несколько суживающиеся к основанию и затем у основания усеченные, 40—80×9—18 μ, с отношением длины к ширине 2,9—6.5, в среднем 4.5, вторичные — цилиндрические, с закругленной вершиной и усеченным основанием, примерно такой же величины, как и первичные.

Клейстокарпии 160—230 μ в диаметре, с хорошо развитыми, извилистыми, древовидно разветвленными придатками в 1—1½ раза длиннее диаметра клейстокарпия. Сумки 74—92×27—30 μ.

Споры 26—31×12—16 μ.

На видах *Datiscaceae*.

Datiscaceae — Datisca

1) f. **datiscae** (Jacz.).

Syn. *Leveillula taurica* Arn. f. *datiscae* Jacz. Ячевский, Мучн.-росян. гр. (1927) 407.

Грибница плотная, войлочная, вначале в виде отдельных пятен, затем сливающихся и образующих сплошной налет на нижней поверхности листа.

Первичные конидии бородавчатые, ланцетовидные, к основанию несколько суживающиеся и усеченные, 41—80×9—18 μ, в среднем 58.3×12.8 μ. Отношение длины к ширине 2.9—6.5, в среднем 4.5. Вершина кривой по длине конидий 60.75 μ, по ширине — 13.5 μ (из 200 промеров). Вторичные конидии бородавчатые, реже гладкие, цилиндрические, с закругленной вершиной и усеченным основанием, 51—73×14 μ. (Ячевский, не характеризуя конидий, указывает их размеры 28—30×12—14 μ).

Клейстокарпии многочисленные, разбросанные, погруженные в плотное сплетение мицелия, темнокоричневые, почти черные, 162—227 μ в диаметре (по Ячевскому незрелые, 130—180 μ). Придатки хорошо развитые, извилистые, древовидно ветвящиеся, бородавчатые, у основания слегка окрашенные, к концам бесцветные, до 122 μ длиной. Сумки многочисленные, цилиндрические, иногда слегка изогнутые, реже неравнобокие, с перехватом в верхней части или без него, 74—92×27—30 μ, на хорошо выраженной, иногда тонкой удлиняющейся ножке.

Споры в сумке числом 2, яйцевидные, редко эллипсоидальные, 26—31×12—16 μ.

На *Datisca cannabina* L. — Узбекистан: Тарнау близ Ташкента, Ак-Курган (по Запрометову); Чаткальский хребет; южн. Казахстан: горы Каржан-Тау, Ак-Таш, Чимган; Таджикистан: Варзоб.

Ячевский указывает распространение формы в Средней Азии и в Закавказье.

Dipsacaceae

11. **Leveillula dipsacacearum** Golov.

Syn.: *Leveillula taurica* Arn. l. c.

Грибница обычного типа, характерная для рода.

Первичные конидии ланцетовидные, к основанию расширяющиеся и у основания закругленные или реже усеченные, 35—72×8—20 μ, с отношением длины к ширине 2.0—6.4, в среднем 3.6, вторичные — цилиндрические, расширяющиеся к вершине, на обоих концах закругленные или с усеченной вершиной и основанием или только у основания усеченные, примерно таких же размеров, как и первичные.

Клейстокарпии 146—203 μ в диаметре, с простыми или ветвящимися, извилистыми, реже коленчатыми придатками. Сумки 63—90×24—28.

На видах *Dipsacaceae*.

Dipsacaceae — Scabiosa

1) f. **scabiosae** (Jacz.).

Syn.: *Leveillula taurica* Arn. f. *scabiosae* Jacz. Ячевский, Мучн.-росян. гр. (1927) 407.

Грибница войлочная, в виде отдельных пятен различной формы или покрывающая всю поверхность на обеих сторонах листовой пластинки.

Первичные конидии ланцетовидные, расширяющиеся и закругленные у основания, редко с усеченным основанием, 35—72×8—20 μ, в среднем 55×14 μ. Отношение длины к ширине 2.0—6.4, в среднем 3.6. Вершина кривой по длине конидий 47.25 μ, по ширине — 13.5 μ (из 200 промеров). Вторичные конидии цилиндрические, расширяющиеся к вершине, на обоих концах закругленные, иногда цилиндрические с усеченной вершиной и основанием или на вершине закругленные и усеченные только у основания.

Клейстокарпии погруженные в сплетение грибницы, редко разбросанные, коричневые, 146—203 μ в диаметре. Придатки простые или реже ветвящиеся, бородавчатые, извилистые, реже коленчатые, ломкие, бесцветные. Сумки многочисленные, цилиндрические, эллипсоидально-цилиндрические, редко эллипсоидальные, с хорошо заметным перехватом в верхней части, 63—90×24—28 μ, на хорошо выраженной ножке, незрелые.

На *Scabiosa Olivieri* Coult. — Узбекистан: у г. Ширабад; Туркмения: Могол-Тау, Мазар-Бай-Бова-ата, район у оз. Ер-Ойлан-Дуз, район Пуль-и-Хатум, хр. Гяз-Гядык, близ родника Бока-Бай-Чешма.

Форма распространена на *Scabiosa caucasica* Bieb. — Узбекистан: Самаркандская обл., Ургут-Фараб, и на Sc. *Olivieri* Coult. — в Иране.

Euphorbiaceae

12. **Leveillula lanata** (Magnus) Golov. comb. nov.

Syn.: *Erysiphe lanata* Magnus, Verh. Zool.-Bot. Gesellsch. 49 (1899) 100; *Leveillula taurica* Arn. l. c.

Первичные конидии ланцетовидные, 39—72×8—18 μ, в среднем 52—55×12—20 μ. Отношение длины конидий к их ширине 1.9—6.1, в среднем от 3.3 до 4.4.

Клейстокарпии 121—275 μ в диаметре, с простыми или разветвленными, более или менее хорошо развитыми придатками. Сумки многочисленные, двуспоровые.

Вид распадается на формы, встречающиеся на растениях различных родов сем. *Euphorbiaceae*.

Уппал, Камат и Патель (Uppal, Kamat a. Patel, 1936) сообщают, что конидии с *Dolichos lablab*, *Cyamopsis psoraloides* и *Oxalis corniculata* не заражают *Euphorbia geniculata*, и, наоборот, конидии с указанного вида *Euphorbia* не заражают перечисленные растения. Во всех случаях для всех перечисленных растений выявлена строгая специализация.

Euphorbiaceae — Andrachne

1) f. **andrachnes** Golov. f. nov.

Конидиальный налет на нижней стороне листа белый, хорошо заметный, широко простирающийся почти по всей нижней поверхности листовой пластинки.

Конидиеносцы выходящие пучками из устьиц листа простые или разветвленные, 80—160 μ длиной и 5—7 μ толщиной, с хорошо заметными или не вполне ясными перегородками.

Первичные конидии ланцетовидные, с заостренной вершиной и усеченным основанием, 45—55×15 μ, вторичные эллипсоидальные или булавовидные, на обоих концах закругленные или у основания усеченные, иногда изогнутые, 50—65×14—15 μ.

Клейстокарпии не найдены.

На *Andrachne telephioides* L. var. *rotundifolia* (C. A. M.) Boiss. — Узбекистан: близ ст. Горчаково.

Euphorbiaceae — Chrozophora

2) f. **chrozophorae** (Jacz.).

Syn.: *Leveillula taurica* Arn. f. *chrozophorae* Jacz. Ячевский, Мучн.-росян. гр. (1927) 407.

Грибница в виде отдельных буроватых войлочных пятен, затем сливающихся и образующих сплошной налет на листьях, маскирующийся опушением листа.

Первичные конидии ланцетовидные, с закругленным основанием, 36—72×12—22 μ, в среднем 55.4×19.6 μ. Отношение длины к ширине конидий 1.9—4.8, в среднем 3.3. Вершины кривой по длине конидий 47.25—48.6 μ, по ширине — 14.85—16.2 μ (из 200 промеров). Вторичные конидии цилиндрические, редко бочонкообразные, с закругленными вершиной и основанием или у основания усеченные, иногда постепенно расширяющиеся к вершине, 41—49×11—18 μ (рис. 26).

Клейстокарпии многочисленные, густо разбросанные, погруженные в сплетение грибницы, шаровидные, сверху вдавленные, темнокоричневые, почти черные, 122—275 μ в диаметре (по Ячевскому 160—190 μ). Придатки многочисленные, бородавчатые, иногда извилистые, ветвящиеся или простые, ломкие, бесцветные. Сумки многочисленные, цилиндрические, иногда суженные у основания или, наоборот, несколько вздутые, эллипсоидально-цилиндрические, редко эллипсоидальные, иногда неравнобокие, со слабо заметным перехватом в верхней части, чаще без него, 70—100×23—30 μ, на хорошо выраженной, часто довольно толстой ножке (по Ячевскому сумки 80—92×18—28 μ).

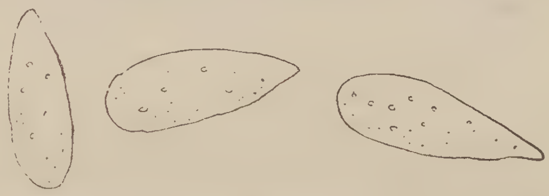


Рис. 26. *Leveillula lanata* (Magn.) Golov. f. *chrozophorae* (Jacz.). Первичные конидии.

Споры в сумке числом по 2, эллипсоидальные, 27—32×14—18 μ (по Ячевскому 26×18 μ).

На *Chrozophora tinctoria* (L.) Juss. — Узбекистан: Тарнау, близ Ташкента (Среднеазиатская станция ВИР), сел. Кибрай, близ Ташкента; Киргизия: Фрунзенская обл. На *Chr. gracils* Fisch. et Mey. — Узбекистан: на запад от ст. Федченко, Хавастский район, сел. Чаканд; южн. Казахстан: Зап. Тянь-Шань, горы Каржан-Тау, Ак-Таш; Туркменистан: Кара-Кумы, Геок-Тэпе; Азербайджан: Ганджа, Дербент; Персия: Хорасан (по Естифееву).

Euphorbiaceae — Euphorbia (Cystidospermum)

3) f. **euphorbiae** (Speschnev).

Syn.: *Erysiphe lanata* Magnus, Verh. Zool.-Bot. Gesellsch. 49 (1899) 100.— *Erysiphe euphorbiae* Spesch. Спешнев, Тр. Тифлисск. бот. сада, V (1901) 159. — *Erysiphe taurica* Lév. var. *andina* Speg. Myc. argent. II (1902) 68. — *Leveillula taurica* Arn. f. *euphorbiae* Jacz. Ячевский, Мучн.-росян. гр. (1927) 407.

Грибница плотная, войлочная, в виде сплошного налета на листьях.

Первичные конидии ланцетовидные, до копьевидных, у закругленного основания слегка суженные, 39—68×9—16 μ, в среднем 52×12 μ. Отношение длины к ширине 2.8—6.1, в среднем 4.4. Вершины кривой по длине конидий 41.04 μ, по ширине — 11.6 μ (из 200 промеров). Вторичные конидии цилиндрические, закругленные с обоих концов или у основания усеченные, иногда постепенно расширяющиеся к вершине или суженные у самого основания. (Ячевский, не характеризуя конидий, указывает, что они удлиненно-яйцевидные, 20—24×12—16 μ, с толстой, 2—3 μ, оболочкой).

Клейстокарпии скученные, шаровидные, 150—180 μ в диаметре, темнокоричневые. Придатки в 1½ раза длиннее диаметре клейстокарпия, бесцветные, 7—9 μ в диаметре, без перегородок, на концах загнутые под

прямым углом. Сумки числом до 20, удлиненно-грушевидные, у закругленной вершины суженные, 90—98×22—24 μ.

Споры числом по 2—4, удлиненно-яйцевидные, 20—24×11—15 μ (по Ячевскому).

На *Cystidospermum (Euphorbia) cheirolepis* Prokh. — Туркмения: район озера Ер-Ойлан-Дуз, песчаная степь, в 3 км к югу от Чай-Нурек, (конидиальная стадия).

На *Euphorbia geniculata*—Индия (Уппал и др.). На *Euph. lanata* Sieb.— Иран: Фарсистан. (Bornmüller, 1892), Мешед. На *Euphorbia* sp. — Иран: Копаль (Haussknecht, 1868); Иран (Bornmüller, 1899).

Ячевский указывает распространение формы в Персии и в Южной Америке.

Euphorbiaceae — Ricinus

4) f. **ricini** (Spesch.).

Syn.: *Erysiphe ricini* Spesch. Спешнев, Вестн. Тифлисск. бот. сада, IV (1906) 12. — *Leveillula taurica* Arn. f. *ricini* Jacz. Ячевский, Мучн.-росян. гр. (1927) 408.

Грибница войлочная, в виде отдельных, различной формы и величины, чаще угловатых, слегка буроватых, слабо заметных пятен на нижней стороне листа (Ячевский указывает, что грибница густая, паутинистая, грязнобелого цвета, из отдельных гиф 6—9 μ толщиной, с более или менее многочисленными перегородками).

Первичные конидии конусовидные, слегка расширяющиеся книзу, у основания закругленные, 42—49×12—14 μ. Вторичные конидии удлиненно-цилиндрические, закругленные с обоих концов, 58—61×12—14 μ. (Ячевский, не характеризуя конидий, указывает, что они единичные, удлиненно-яйцевидные или вальцевидные, бородавчатые, 36—48×10—16 μ, легко опадающие).

Клейстокарпии немногочисленные, редко разбросанные, погруженные в сплетение мицелия, шаровидные, коричневые, 120—186 μ в диаметре (по Ячевскому клейстокарпии шаровидные, 150—220 μ в диаметре). Придатки не сохраняющиеся (по Ячевскому придатки вилообразно разветвленные на концах, по длине не превышают диаметр клейстокарпия). Сумки цилиндрические, иногда со вздутым основанием или неравнобокие, 60—74×23—30 μ, на хорошо выраженной длинной ножке, незрелые (по Ячевскому сумки числом 17—25 в клейстокарпии, 60—70×34—40 μ, с 2 спорами 26×20 μ).

На *Ricinus communis* L. — Узбекистан: Тарпау, близ Ташкента (Среднеазиатская станция ВИР); Туркменистан: окр. Мары.

Ячевский указывает распространение формы в Эривани.

Leguminosae

13. **Leveillula leguminosarum** Golov.

Syn.: *Leveillula taurica* Arn. l. c.

Грибница обычного для *Leveillula* типа, часто вначале в виде отдельных, ограниченных жилками листа, угловатых, неправильных очертаний, пятен, сохраняющаяся с последующим, почти сплошным покрытием листьев и иногда верхней части стеблей и ветвей, реже разрушающаяся.

Первичные конидии удлиненные, ланцетовидные, постепенно суживающиеся к вершине, у основания закругленные или иногда слегка суженные или усеченные, 32—79×8—21 μ, в среднем 25—59×13—17 μ. Отношение длины к ширине конидий 2.0—6.5, в среднем 3.1—3.9.

Клейстокарпии 81—226 μ в диаметре, с более или менее хорошо развитыми придатками. Сумки многочисленные, с 2 спорами, реже только с одной спорой.

Вид, встречающийся на различных представителях сем. *Leguminosae* и распадающийся по морфологическим признакам на ряд форм.

Уппал, Камат и Пател (Uppal, Kamat a. Patel, 1936) описывают для Индии новую вариацию *Oidiopsis taurica* на *Dolichos lablab* с конидиями 47—111 μ длиной и 10—34 μ толщиной. Испытание специализации указанной формы показало ее биологическую обособленность. В опытах указанных авторов конидии с *D. lablab* не заражали *Cyamopsis psoraloides*, *Oxalis corniculata*, *Euphorbia geniculata*, равно как не удалось заражение *Dolichos lablab* конидиями с перечисленных растений. Все формы оказались строго специализированными по отношению к своим растениям-хозяевам.

Leguminosae — Alhagi

1) f. **alhagi** (Sorok.).

Syn.: *Erysiphe alhagi* Sorok. Revue mycol. (1889). — *Leveillula taurica* Arn. f. *alhaginis* Jacz. Ячевский, Мучн.- росян. гр. (1927) 412.

Грибница рыхло-войлочная, покрывающая ровным, почти сплошным налетом листовую поверхность (Ячевский указывает наличие грибницы на стеблях для *Alhagi camelorum* Fisch. и *Al. Maurorum* Medik).

Первичные конидии ланцетовидные, с суженным основанием, реже с расширенным основанием, 32—80×9—19 μ, в среднем 52×14 μ. Отношение длины к ширине 2.5—6.55, в среднем 3.6. Вершины кривой по длине конидий 54.0 μ, по ширине — 13.5 μ (из 200 промеров) (рис. 27). Вторичные конидии цилиндрические, сверху закругленные, у основания усеченные, 34—54×11—14 μ (Ячевский суммарно описывает конидии как продолговатые, иногда в цепочках, 35—40×14 μ).

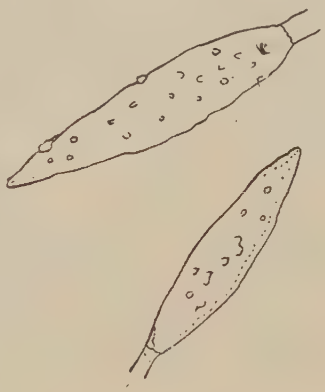


Рис. 27. *Leveillula leguminosarum* Golov. f. *alhagi* (Sorok.). Первичные конидии.

Клейстокарпии немногочисленные, разбросанные, погруженные в грибницу, хорошо заметные или по некоторым образцам лежащие свободно вследствие разрушения грибницы, сверху сильно вдавленные, коричневые или почти черные, 81—211 μ в диаметре (по Ячевскому 110—145 μ). Придатки многочисленные, коленчатые, ветвистые, у основания часто вздутые, до 12 μ в диаметре (Ячевский указывает, что придатки расположены в нижней части клейстокарпия, бесцветные, короткие, простые). Сумки в большом числе, эллипсоидальные или реже цилиндрические, часто однобокие, 73—90×23—30 μ (по Ячевскому сумки числом 10 и больше, 30×7—9 μ), с перехватом в верхней части или реже без такового, на ясной, иногда значительно удлиненной ножке.

Споры по 2 в сумке, эллипсоидальные или удлиненно-эллипсоидальные, 30—35×12—19 μ (по Ячевскому споры по 2, иногда 4 в сумке, продолговатые) (рис. 28).

На *Alhagi pseudalhagi* (M. B.) Desv. (*Al. camelorum* Fisch.). — Узбекистан: Хавастский район, с. Чаканд, Тарнау близ Ташкента (Среднеазиатская станция ВИР); Туркменистан: между г. Мары и ст. Кара-Бата; южн. Казахстан: ст. Тюре-Аташ.

Ячевский указывает распространение формы в пределах Советского Союза для Астраханской обл. и среднеазиатских республик, а также в Иране и Афганистане.

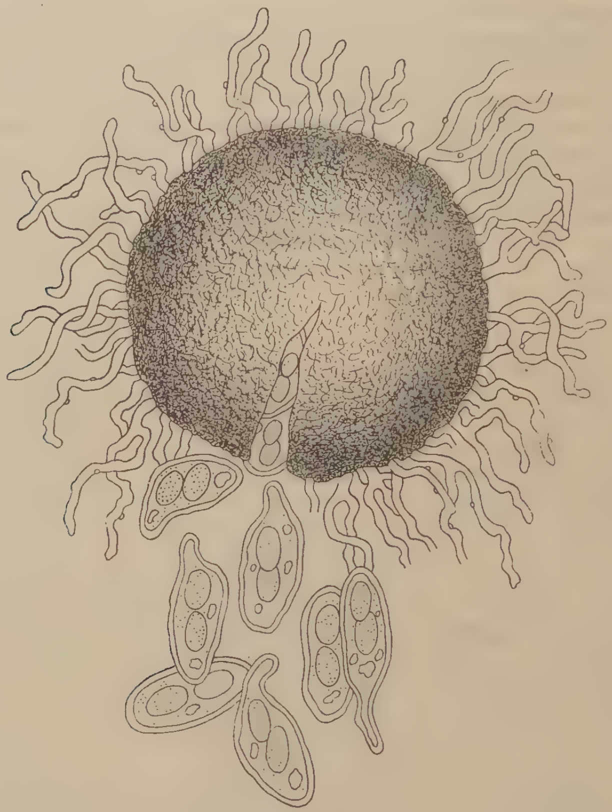


Рис. 28. *Leveillula leguminosarum* Golov. f. *alhagi* (Sorok.) Клейстокарпий с сумками.

Leguminosae — Ammodendron

2) f. **ammodendri** (Jacz.).

Syn.: *Leveillula taurica* Arn. f. *ammodendri* Jacz. Ячевский, Мучн.-росян. гр. (1927) 413.

Грибница крупно бородавчатая, с большим количеством пектиновых веществ в оболочке, образующая плотные войлочные, резко ограниченные пятна на верхней стороне листовой пластинки и покрывающая сплошь нижнюю.

Первичные конидии ланцетовидные, с закругленным основанием, 40—45×13—15 μ, вторичные—продолговато-эллипсоидальные, почти цилиндрические, на концах закругленные, 42—51×12—16 μ.

Клейстокарпии многочисленные, расположенные густо сидящими группами, погруженные в сплетение грибницы, коричневые, 170—227 μ в диаметре (по Ячевскому 210—220 μ), с неясно выраженными клетками перидия. Придатки не сохраняющиеся. Сумки многочисленные, эллипсоидальные, реже цилиндрические или неравнобокие, со слабо заметным перехватом в верхней части, чаще без него, 67—85×27—37 μ (по Ячевскому 150—120 μ), на хорошо выраженной ножке, незрелые.

Споры 30—35 μ (по Ячевскому).

На *Ammodendron argenteum* (Pall.) O. Ktze (*Am. Sieversii* Fisch.). — Казахстан: долина р. Чу, у сел. Гуляевка; Туркменистан: пески Ушкал; Зап. Сибирь: Буконские пески; юго-вост. Прибалхашье.

Leguminosae — Ammothamnus

3) f. **ammothamni** (Jacz.).

Syn.: *Leveillula taurica* Arn. f. *ammothamni* Jacz. Ячевский, Мучн.-росян. гр. (1927) 413.

Грибница плотная, войлочная, вначале в виде отдельных пятен различной формы и величины, затем сливающихся и образующих сплошной налет на листьях.

Первичные конидии ланцетовидные, с закругленным основанием, 34—61×11—20 μ, в среднем 46.05×14.4 μ. Отношение длины к ширине 2.1—4.5, в среднем 3.2. Вершины кривой по длине конидии 47.25 μ, по ширине — 13.5 μ (из 200 промеров). Вторичные конидии цилиндрические, с закругленной или иногда усеченной вершиной, у основания резко суженные и усеченные, 34—46×14—18 μ. Конидии встречаются одновременно со зрелыми клейстокарпиями.

Клейстокарпии редко разбросанные, погруженные в плотное сплетение грибницы, темнокоричневые, почти черные, 130—211 μ в диаметре. Придатки многочисленные, коленчатые, переплетающиеся с грибницей, 1—2-кратно ветвящиеся, у основания светло окрашенные, расположенные в нижней части клейстокарпия. Сумки числом до 30, цилиндрические, с суженным основанием, реже эллипсоидальные или неравнобокие (перехват на вершине слабо выражен или его нет), 69—107×23—32 μ, на длинной ножке.

Споры эллипсоидальные или яйцевидные, по 2 в сумке, 27—46××14—18 μ.

На *Ammothamnus sp.* — Узбекистан: Кзыл-Кумы, Кенимехский район, на юго-запад от Аяг-Кудук. На *Am. Lehmanni* Bge. — Узбекистан: Кенимехский район, Чаткальский хр.; Киргизия: ст. Гюрла-Таш; южн. Казахстан: горы Каржан-Тау, Ак-Таш.

Ячевский указывает распространение формы на *Am. Lehmanni* Bge. в Персии.

Leguminosae — Astragalus

4) f. **astragali** (Jacz.).

Syn.: *Erysiphe papilionacearum* Komarov (pro parte), Scripta Bot. IV (1895) 233 — *Leveillula taurica* Arn. f. *astragali* Jacz. Ячевский, Мучн.-росян. гр. (1927) 413.

Грибница на листьях обильная, рыхло-войлочная, сохраняющаяся (Ячевский указывает наличие ее и на стеблях).

Первичные конидии ланцетовидные, с расширенным основанием, 34—73×9—19 μ, в среднем по форме 55×14 μ. Отношение длины к ширине 2.6—6.2, в среднем 3.9. Вершины кривой по длине конидий 54.0—60.75 μ, по ширине — 13.5 μ (из 200 промеров). Вторичные конидии цилиндрические, с закругленной вершиной, кверху расширяющиеся, у основания усеченные, 45—47×12—15 μ.

Клейстокарпии многочисленные, разбросанные, погруженные в сплетение грибницы, сверху вдавленные, темнокоричневые, 122 — 170 μ в диаметре. Придатки коленчатые, у основания окрашенные, к концам светлеющие, до бесцветных, однократно ветвящиеся (по Ячевскому придатки коричневые, неясно ветвистые). Сумки эллипсоидальные, реже удлиненно-эллипсоидальные, до цилиндрических, с хорошо заметным

перехватом на вершине, 61—104×28—38 μ (по Ячевскому сумки числом 20—30, яйцевидные, на короткой ножке), на ясно выраженной ножке, часто достигающей значительной длины.

Споры по 2 в сумке, эллипсоидальные, 30—35×14—18 μ (по Ячевскому споры яйцевидные, 28×12 μ).

На *Astragalus sp.* — Узбекистан: по р. Ангрен, у сел. Аблык; Таджикистан: Памир, Арошорвский Дашт, Горный Зеравшан (по Комарову); южн. Киргизия: Арсланбоб; южн. Казахстан: Бастандыкский район, горы Каржан-Тау, Ак-Таш, вост. склоны; юго-вост. Прибалхашье. На *A. amarantha* M. B. — Крым.

Leguminosae — Calophaca

5) f. **calophacae** Golov. f. nov.

Грибница бородавчатая, плотная, в виде отдельных пятен или образует сплошной войлочный налет на листьях.

Первичные конидии ланцетовидные, с закругленным основанием, 41—68×11—16 μ, вторичные — бородавчатые, цилиндрические, расширяющиеся к вершине, у основания усеченные, с закругленной вершиной, иногда булавовидные, 36—43×11—14 μ.

Клейстокарпии погруженные в сплетение грибницы, немногочисленные, тесно скученные, темнокоричневые, 137—186 μ в диаметре. Придатки извилистые, коленчатые, вильчато разветвленные, бесцветные, ломкие. Сумки многочисленные, эллипсоидальные или эллипсоидально-цилиндрические, иногда неравнобокие, с хорошо выраженным перехватом в верхней части, 68—92×26—32 μ, на хорошо выраженной, часто длинной ножке.

Споры в сумке числом 2, эллипсоидальные, 27—30×14—18 μ.

На *Calophaca sp.* — Южн. Казахстан: Зап. Тянь-Шань, Чимган.

Leguminosae — Cicer

6) f. **ciceris** (Jacz.).

Syn.: *Erysiphe papilionacearum* Komarov, Scripta Bot. IV (1895) 233. — *Leveillula taurica* Arn. f. *ciceris* Jacz. Ячевский, Мучн.-росян. гр. (1927) 414.

Грибница рыхло-войлочная, покрывающая и нижнюю и верхнюю поверхность листовой пластинки и стебель сплошным налетом.

Первичные конидии ланцетовидные, с закругленным основанием, 42—60×12—20 μ, вторичные — цилиндрические, у основания усеченные, 46—64×9—19 μ.

Клейстокарпии немногочисленные, разбросанные, погруженные в сплетение грибницы, сверху вдавленные, темнокоричневые, 162—211 μ в диаметре. Придатки многочисленные, короткие, коленчатые, однократно ветвящиеся, окрашенные у основания. Сумки цилиндрические, редко несколько расширяющиеся к вершине, без перехвата на вершине или со слабо заметным перехватом, на хорошо выраженной короткой ножке, 68—77×27—30 μ.

Споры по 2 в сумке, эллипсоидальные, с утолщенной в некоторых местах оболочкой, 32—45×15—16 μ.

На *Cicer songoricum* Steph. — Таджикистан: Зеравшанский хр., сел. Мадрушкат, горный Зеравшан (по Комарову). На *C. arietinum* L. — Таджикистан: Памир, Хорог, Туркестанский хр., сел. Мадрушкат; южн. Киргизия: Базар-Курганский район, Арсланбоб. На *Cicer* sp. — Таджикистан: Зеравшанский хребет, сел. Мадрушкат.

Leguminosae — Colutea

7) f. **coluteae** Golov. f. nov.

Налет, в виде отдельных пятен различной величины и очертаний на нижней стороне листовой пластинки, вначале мучнистый, затем, при развитии вторичной грибницы, ватообразный, приподнимающийся.

Конидии медленно суживающиеся к вершине и на вершине узко закругленные, с мелко бородавчатой поверхностью (пектиновые вещества). Расположение бородавочек гуще у основания и создает впечатление продольной исчерченности оболочки.

Размеры первичных конидий 44—70×9—18 μ, в среднем 56,6×13.2 μ. Отношение длины к ширине 3.05—5.25, в среднем 3.6. Вершины кривой по длине конидий 55.35—56.7 μ, по ширине — 13.5 μ (из 200 промеров). Вторичные конидии удлиненно-эллипсоидальные, реже почти цилиндрические, расширенные к вершине, такой же структуры, как и первичные, 51—65×14— 20μ.

Клейстокарпии погруженные в сплетение мицелия, сильно сверху вдавленные, 150—200 μ в диаметре, с плохо различимыми клетками перидия. Сумки эллипсоидальные, удлиненно-эллипсоидальные или почти цилиндрические, часто неравнобокие и изогнутые, с хорошо выраженным перехватом в верхней части, на хорошо выраженной, часто удлиненной или изогнутой ножке, 54—107×25—37 μ.

Споры по 2 в сумке, эллипсоидальные, часто неправильные, 31—42×14 — 17 μ, нередко изогнутые и к одному концу суживающиеся.

На *Colutea persica* Boiss. — Узбекистан: Ташкент, Бот. сад.

Leguminosae — Cyamopsis

8) f. **cyamopsidis** (Uppal, Kamat et Patel).

На листьях *Cyamopsis psoraloides* — в Индии (Uppal, Kamat a. Patel, 1936).

В опытах с перекрестным заражением Уппалу, Камату и Пателу не удалось заразить конидиями с *Cyamopsis psoraloides Dolichos lablab*, *Oxalis corniculata* и *Euphorbia geniculata*, равно как первое растение не заражалось конидиями с остальных перечисленных растений. Во всех случаях формы, развивающиеся на этих растениях, оказались строго специализированными.

Leguminosae — Cytisus

9) f. **cytisi** Golov. f. nov.

Налет вначале на нижней стороне листа, мучнистый, при развитии вторичной грибницы — рыхло-войлочный, в виде неправильных пятен различной величины и очертаний, затем сливающихся.

Первичные конидии удлиненно-ланцетовидные, кверху медленно суживающиеся, 47—73×9—19 μ, в среднем 68.9× 13.8 μ (рис. 29). Отношение длины к ширине 2.7 — 5.8, в среднем 3.6. Вершина кривой по длине конидий 51.04—55.78 μ, по ширине —11.6 μ (из 200 промеров). Вторичные конидии расширяющиеся кверху, широко булавовидные или почти цилиндрические, таких же размеров, как и первичные.

Клейстокарпии погруженные в сплетение грибницы, сверху вдавленные, 155—200 μ в диаметре, очень темные, при созревании почти черные. Сумки эллипсоидальные или удлиненно-эллипсоидальные, часто неравнобокие, с заметным перехватом в верхней части, на хорошо выраженной, удлиненной ножке, 69—93×23—42 μ.

Споры по 2 сумке, в 31—39×14—20 μ, эллипсоидальные, иногда неправильные. Редко в сумке одна спора, до 42.3× 28.2 μ.

По форме сумок и конидий близка к f. *coluteae*.

На *Cytisus quinquefolius* Hort. и *Cytisus sp.* — Узбекистан: Ташкент, Бот сад.

Рис. 29. *Leveillula leguminosarum* Golov. f. *cytisi* Golov. Первичные конидии.

Leguminosae — Dolichos

10) f. **dolichos** (Uppal, Kamat et Patel).

Мицелий вначале эндофитный, с простыми округлыми гаусториями, проникающими в клетки палисадной и губчатой паренхимы листьев.

Конидиеносцы выходящие пучками от эндофитного мицелия через устьица, с перегородками, простые или разветвленные, до 280 μ длиной. От оснований конидиеносцев развивается вторичный поверхностный мицелий, образующий впоследствии плотный белый мучнистый налет с гифами, имеющими простые аппрессории, но не образующими гаусторий.

Конидии всегда одиночные на вершинах конидиеносцев, изменчивые по форме и величине, почти цилиндрические, часто более или менее суживающиеся к вершине, или неправильной формы, в средней части суженные или перехваченные, 47—111×10—34 μ. Вершины кривой по длине конидий 79—86.9 μ, по толщине 16—21.9 μ (из 400 промеров).

Клейстокарпии не найдены.

На листьях *Dolichos lablab* L. — В Индии.

Уппал, Камат и Пател описывают конидии как очень вариабильные по форме и величине, не различая первичных и вторично образующихся на одних и тех же конидиеносцах. Однако из приведенных ими рисунков видно и в этом случае, как и в других, что наиболее изменчивы вторичные конидии, в то время как первичные сохраняют типичную ланцетовидную форму с характерно суживающейся вершиной и закругленным основанием. Кроме того, авторы указывают, что на вторичной поверхностной грибнице образуются вновь конидиеносцы с конидиями такого же строения, как и выходящие через устьица от эндофитной грибницы.

Насколько нам известно, это первый случай, описанный в литературе. Если это подтвердится на другом материале, то сгладятся существенные различия между конидиальными спороношениями типов *Oidiopsis* и *Ovulariopsis*.

Авторы изучали и специализацию обнаруженной ими разновидности на *Dolichos lablab* и одновременно некоторых других форм на дру-

гих питающих растениях. Во всех случаях, как на *Dolichos lablab*, так и на *Cyamopsis psoraloides*, на *Oxalis corniculata* и *Euphorbia geniculata*, формы оказались строго специализированными, не переходящими с одного растения на другое.

Авторы приводят следующую сводную таблицу по итогам своих опытов (табл. 4).

Таблица 4

Заражаемые растения	Конидии взяты с			
	Dolichos lablab	*Cyamopsis psoraloides*	*Oxalis corniculata*	*Euphorbia geniculata*
Dolichos lablab	5/4	14/0	5/0	8/0
Cyamopsis psoraloides .	7/0	13/11	5/0	9/0
Oxalis corniculata . . .	2/0	5/0	5/3	8/0
Euphorbia geniculata . .	2/0	9/0	3/0	9/7

Примечание. В числителе указано количество подопытных растений, в знаменателе — количество заразившихся.

Leguminosae — Dorycnium

11) f. **dorycnii** (Jacz.).

Syn : *Leveillula taurica* Arn. f. *dorycnii* Jacz. Ячевский, Мучн.-росян. гр. (1927) 414.

Грибница образует плотный войлочный налет на обеих сторонах листа.

Первичные конидии удлиненно-ланцетовидные, медленно, постепенно суживающиеся к вершине, у основания закругленные, 50—60×8—19 μ, вторичные часто цилиндрические, на вершине закругленные, у основания усеченные или удлиненно-эллипсоидальные и на обоих концах закругленные, более изменчивые, чем первичные, 45—60×10—17 μ.

Клейстокарпии немногочисленные, темнокоричневые, 155—175 μ в диаметре, с неясно выраженными клетками перидия. Придатки многочисленные, густо переплетающиеся друг с другом и с грибницей. Сумки эллипсоидальные, булавовидные или яйцевидные, значительно варьирующие по величине и форме, часто уродливо неправильные, 68—80×26—38 μ.

Споры числом 2 в сумке, 24—31×15—17 μ.

На листьях *Dorycnium herbaceum* Vill. — Крым.

Leguminosae — Glycyrrhiza

12) f. **glycyrrhizae** (Jacz.).

Sun.: *Leveillula taurica* Arn. f. *glycyrrhizae* Jacz. Ячевский, Мучн.-росян. гр. (1927) 414.

Грибница бородавчатая, плотная, войлочная (над ней в некоторых местах приподнимается ватообразная, сероватая грибница, микроскопически от первой не отличающаяся), с обеих сторон листа (Ячевский указывает наличие налета на листьях, побегах и плодах).

Первичные конидии ланцетовидные, с закругленным и несколько суженным основанием, 34—70×8—19 μ, в среднем 53.6—13.7 μ. Отношение длины к ширине 2.0—6.4, в среднем 3.9. Вершины кривой по длине конидий 49.95—54.0—55.35—56.7—58.05 μ, по ширине —

13,5 μ (из 200 промеров). Вторичные конидии цилиндрические, закругленные, иногда с несколько расширяющейся вершиной, усеченные, редко суживающиеся у основания, 45—84×11—14 μ (Ячевский, не характеризуя конидий, дает для них размеры 35×14 μ).

Клейстокарпии редко разбросанные, погруженные в плотное сплетение грибницы, сверху вдавленные, темнокоричневые, до черных, 138—219 μ в диаметре (по Ячевскому незрелые 145—160 μ). Сумки многочисленные, цилиндрические, эллипсоидальные, неравнобокие, редко изогнутые, с ясно заметным перехватом на вершине, реже он слабо заметен или его совсем нет, 81—92×26—30 μ, на хорошо заметной, иногда удлиняющейся ножке, незрелые.

На *Glyzyrrhiza aspera* Pall. — Казахстан: ст. Састюбе. На *Gl. glabra* L. — Узбекистан: Ферганская обл., ст. Мельниково, Кокандский район; Казахстан: б. Аулиэатинский у., Терс (по Запрометову); Киргизия: б. Пишпекский у. (по Запрометову). На *Gl. bucharica* Rgl. — Азербайджан: Нахичеванский край; Таджикистан: по р. Пяндж. На *Glycyrrhiza* sp. — Узбекистан: Кокандский район.

Leguminosae — Hedysarum

13) f. **hedysari** (Jacz.).

Syn.: *Leveillula taurica* Arn. f. *hedysari* Jacz. Ячевский, Мучн.-росян. гр. (1927) 414.

Грибница войлочная, образующая сплошной налет на листьях и стеблях, иногда слабо заметная, маскирующаяся опушением листа.

Рис. 30. *Leveillula leguminosarum* Golov. f. *hedysari* (Jacz.).

Первичные конидии ланцетовидные, с закругленным основанием, 40—61×11—22 μ, в среднем 56.1×16.8 μ. Отношение длины к ширине 2.1—4.1, в среднем 3.0. Вершины кривой по длине конидий 48.6—51.3 μ, по ширине —16.2 μ (из 200 промеров) (рис. 30). Вторичные конидии цилиндрические, расширяющиеся к вершине, усеченные у основания, иногда с закругленными углами, с закругленной вершиной и иногда основанием, 36—68×14—18 μ.

Клейстокарпии разбросанные, многочисленные, погруженные в сплетение мицелия, темнокоричневые, почти черные, 138—211 μ в диаметре. Придатки ломкие, многочисленные, бородавчатые, извилистые, коленчатые, вильчато разветвленные, у основания окрашенные, к концам бесцветные. Сумки многочисленные, цилиндрические, эллипсоидально-цилиндрические, редко эллипсоидальные или неравнобокие, со слабо заметным перехватом в верхней части или без него, 73—99×27—35 μ, на хорошо выраженной ножке, незрелые.

На *Hedysarum sp.* — Казахстан: горы Кара-Тау, Бастандыкский район, Ак-Таш (1700 м над ур. м.). На *H. taschkenticum* M. Pop. — Казахстан: Зап. Тянь-Шань, Ак-Таш. На *Hedysarum sp.* — Забайкалье: Монголия.

Leguminosae — Lens

14) f. **lentis** Golov. f. nov.

Грибница бородавчатая, плотная, войлочная, в виде пятен различной формы и величины на листьях и стеблях.

Первичные конидии ланцетовидные, у основания с закругленными углами и иногда суживающиеся, 43—63×11—16 μ, вторичные — бородавчатые, булавовидные или цилиндрические, с закругленной вершиной и усеченным основанием, 38—61×12—16 μ.

Клейстокарпии немногочисленные, разбросанные, погруженные в сплетение мицелия, коричневые, 138—178 μ в диаметре. Придатки многочисленные, ломкие, вильчато разветвленные, короткие, бесцветные. Сумки незрелые, многочисленные, цилиндрические, суживающиеся к основанию, прямые или изогнутые, со слабо заметным пере-

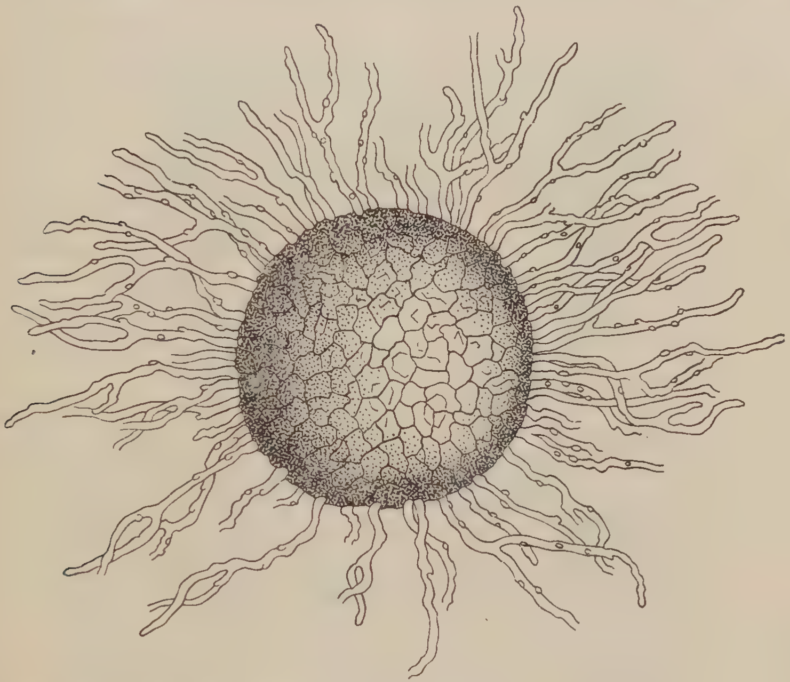


Рис. 31. *Leveillula leguminosarum* Golov. f. *medicaginis* (Jacz.). Клейстокарпий.

хватом на вершине, чаще без него, 72—93×22—27 μ, на хорошо выраженной, иногда довольно длинной ножке.

На *Lens culinaris* Medic. (*L. esculenta* Moench.) — Таджикистан: Памир, Хорог.

Leguminosae — Medicago

15) f. **medicaginis** (Jacz.).

Syn.: *Leveillula taurica* Arn. f. *medicaginis* Jacz.Ячевский, Мучн.-росян. гр. (1927) 414.

Грибница рыхло-войлочная, вначале в виде неправильной формы, различной величины пятен, затем сливающихся и образующих сплошной налет на листьях и стеблях (Ячевский указывает наличие грибницы только на листьях).

Конидиальный налет на нижней поверхности листовой пластинки, слабо заметный, мучнистый.

Первичные конидии ланцетовидные, с суженным основанием, 34—61×11—20 μ, в среднем 26.8×13.2 μ. Отношение длины к ширине 2.05—5.4, в среднем 3.1. Вершины кривой по длине конидий 47.25 μ, по ширине —

13.5 μ (из 200 промеров). Вторичные конидии несколько расширенные у вершины, 50—55×14—16 μ.

Клейстокарпии многочисленные, разбросанные, погруженные в сплетение грибницы, сверху вдавленные, коричневые, при созревании темнеющие до темнокоричневых, 130—227 μ в диаметре (рис. 31). Придатки многочисленные, хорошо сохраняющиеся, коленчатые, 1—2-кратно ветвящиеся, у основания светлоокрашенные, к концам бесцветные. Сумки эллипсоидальные, удлиненно-эллипсоидальные, иногда цилиндрические, 69—96×24—34 μ, на хорошо выраженной, иногда удлиненной ножке.

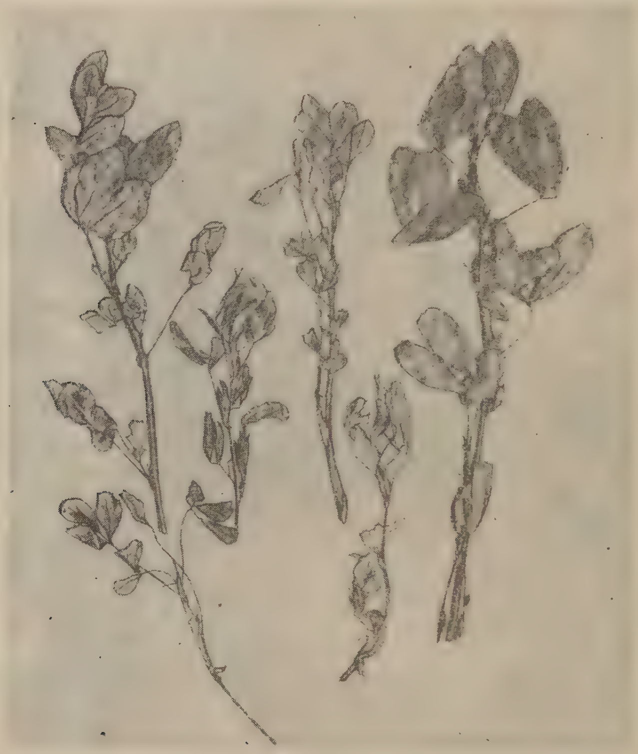


Рис. 32. *Leveillula leguminosarum* Golov. f. *medicaginis* (Jacz.) на люцерне.

Споры по 2 в сумке, эллипсоидальные, 26—34×12—15 μ.

Описанная форма *Leveillula leguminosarum* в южных районах, особенно в Средней Азии поражает из года в год значительные площади фуражной и особенно семенной люцерны, с достаточно большой вредоносностью (рис. 32).

Массовое развитие мучнистой росы на люцерне обычно отмечают в июле-августе и позже.

В 1936 г. Карякина в Кенимехском районе в Аяк-Агитма (Узбекистан) собрала эту форму 12 апреля. Это, повидимому, самая ранняя находка из всех, указываемых для видов *Leveillula*.

На *Medicago sativa* L. — Узбекистан: Ферганская обл., Пахталык-Куль, Ташкент, Тарнау, Самаркандская обл., Катта-Курган, Хавастский район, сел. Чаканд, Хива, сел. Газават (по Запрометову), Кенихмеский район, Агитма; Туркменистан: Сарахс, Ашхабад; Таджикистан: Памир,

сел. Богу, по р. Бартанг, сел. Ван-Кала, сел. Шудь по р. Шах-Дара, сел. Сендив по р. Шах-Дара, Варзоб; Киргизия: Арсланбоб, г. Фрунзе; южн. Казахстан: Бастандыкский район, Ак-Таш; Армения: Ереван.

Ячевский указывает распространение форм в Персии (Кабул).

Leguminosae — Onobrychis

16) f. **onobrychidis** Golov. f. nov.

Грибница плотная, войлочная, вначале в виде отдельных пятен, затем сливающихся и образующих сплошной налет на листьях.

Первичные конидии ланцетовидные, с суженным и усеченным основанием 40—53×11—18 μ, вторичные — цилиндрические, с расширенной закругленной вершиной и с суженным усеченным основанием, 39—53×14—15 μ.

Клейстокарпии многочисленные, разбросанные, погруженные в плотное сплетение грибницы, сверху вдавленные, темнокоричневые, почти черные, 130—219 μ в диаметре. Придатки многочисленные, хорошо развитые, коленчатые 1—2-кратно ветвящиеся, бесцветные, у основания слегка окрашенные, переплетающиеся между собой и с грибницей. Сумки многочисленные, эллипсоидальные, реже эллипсоидально-цилиндрические, с ясно выраженным перехватом на вершине, 77—88×27—34 μ на хорошо заметной, короткой или иногда удлиняющейся ножке.

Споры по 2 в сумке, эллипсоидальные, реже яйцевидные, 27—35×16—19 μ.

На *Onobrychis grandis* Lipsky. — Таджикистан: Кондара, сев. склон; южн. Казахстан: Бастандыкский район, горы Каржан-Тау, Ак-Таш. На *O. horassanica* Bge. — Южн. Казахстан: горы Каржан-Тау, Зап. Тянь-Шань. На *O. sintensis* Bornm. — Туркменистан: Копет-Даг. На *Onobrychis* sp. (O. *communis*?). — Армения: Ереван.

На *O. sativa* Lam. форма известна в южн. Франции.

Leguminosae — Phaseolus

17. f. **phaseoli** Golov. f. nov.

Грибница войлочная, в виде отдельных угловатых пятен, ограниченных жилками листа, на обеих сторонах листовой пластинки.

Конидиальный налет в виде отдельных пятен, слабо заметный, мучнистый на нижней стороне листа.

Первичные конидии ланцетовидные, с усеченным или закругленным, иногда несколько суженным основанием, 46—61×11—16 μ. Вторичные конидии цилиндрические, с закругленной вершиной и усеченным, иногда несколько суженным основанием, 47—61×11—15 μ.

Клейстокарпии редко разбросанные, совершенно погруженные в сплетение грибницы, сверху почти незаметные, темнокоричневые, 120—186 μ в диаметре. Клетки перидия извилистые, часто неясно выраженные. Придатки многочисленные, извилистые, разветвленные, светло окрашенные. Сумки многочисленные, эллипсоидальные, яйцевидные и неравнобокие, со слабо заметным перехватом на вершине, чаще без него, 70—73×26—31 μ на короткой, хорошо выраженной ножке, иногда удлиняющейся.

Споры по 2 в сумке, эллипсоидальные, 23—31×14 μ.

Форма достаточно вредоносна, поражая маш (*Phaseolus aureus*) в сильной степени (рис. 33).

На *Phaseolus aureus* Roxb. — Узбекистан: Тарнау близ Ташкента (Среднеазиатская станция ВИР), Ферганская долина.

Рис. 33. *Leveillula leguminosarum* Golov. f. *phaseoli* Golov. на листьях *Phaseolus aureus*.

Leguminosae — Psoralea

18). f. **psoraleae** (Jacz.).

Syn.: *Erysiphe papilionacearum* Komarov (pro parte), Scripta Bot. IV (1893) 233; *Leveillula taurica* Arn. f. *psoraleae* Jacz. Ячевский, Мучн.-росян. гр. (1927) 415.

Грибница вначале в виде отдельных, неправильной формы пятен, затем сливающихся и образующих рыхло-войлочный налет на листьях (рис. 34).

Первичные конидии ланцетовидные, с закругленным основанием, 34—62×8—20 μ, в среднем 46.4×14.1 μ. Отношение длины к ширине 2.05—5.1, в среднем 3.2. Вершины кривой по длине конидий 47.25 μ, по ширине — 13.5 μ (из 200 промеров). Вторичные конидии цилиндрические, иногда с расширенной вершиной и с суженным и усеченным основанием, 35—52×14—16 μ. (по Ячевскому конидии 30—50×14 μ).

Клейстокарпии редко разбросанные, погруженные в сплетение грибницы, сверху вдавленные, темнокоричневые, почти черные, 105—203 μ в диаметре (по Ячевскому незрелые, 130—195 μ). Придатки многочисленные, бородавчатые, плохо развитые, бесцветные, слегка окрашенные у основания. Сумки многочисленные, цилиндрические, иногда книзу суженные, неравнобокие, редко эллипсоидально-цилиндрические, с яс-

ным перехватом на вершине, 76—108×27—34 μ, на хорошо выраженной, короткой, иногда удлиняющейся ножке.

Споры числом по 2 в сумке, эллипсоидальные, 28—32×12—18 μ.

На *Psoralea drupacea* Buge. — Узбекистан: Хавастский район, сел. Чаканд, Кзыл-Кумы близ ст. Голодная степь; Туркменистан: край плато

Рис. 34. *Leveillula leguminosarum* Golov. f. *psoraleae* (Jacz.) на *Psoralea drupacea*.

Куллендуз, в 6—7 км к северо-востоку от родн. Ислам-Чешме; южн. Киргизия: Базар-Курганский район, Ак-Терек; Таджикистан: Горный Зеравшан (по Комарову).

Leguminosae — Sophora (Goebelia)

19) f. **sophorae** (Jacz.).

Syn.: *Leveillula taurica* Arn. f. *sophorae* Jacz. Ячевский, Мучн.-росян. гр. (1927) 415.

На листьях *Sophora alopecuroides* L. (*Goebelia alopecuroides* Bge. — Узбекистан: б. Ташкентский у., Фергана (по Запрометову); южн. Казахстан, Бастандыкский район, горы Каржан-Тау, Ак-Таш, б. Чимкентский у. (по Запрометову); Киргизия: б. Пишпекский у.

Leguminosae — Thermopsis

20). f. **thermopsidis** (Bondarzev).

Syn.: *Leveillula taurica* Arn. f. *thermopsidis* Bondarzev (in herbario).

Грибница рыхло-войлочная, образующая сплошной налет на листьях с обеих сторон.

Первичные конидии ланцетовидные, до удлиненно-ланцетовидных, суженные и закругленные у основания, 57—70×12—18 μ, вторичные — бородавчатые, булавовидные, реже цилиндрические, усеченные, 40—61× ×12—16 μ.

Клейстокарпии полностью погруженные в сплетение грибницы, почти незаметные, 200—235 μ в диаметре. Сумки прямые или часто изогнутые, эллипсоидальные или булавовидные, 70—90×30—36 μ.

Споры числом по 2 в сумке, эллипсоидальные, 33—39×16—19 μ.

На *Thermopsis alterniflora* Reg. et Schm. — Таджикистан: Гиссарский хребет, долина Оту-Нукус, Варзоб; Казахстан: Бастандыкский район, сел. Хумсан, сел. Нанай.

Leguminosae — Trigonella

21) f. **trigonellae** Golov. f. nov.

Грибница плотная, войлочная, образующая сплошной налет на листьях.

Первичные конидии не найдены. Вторичные конидии булавовидные или редко цилиндрические, с обеих сторон закругленные, 46—62× ×11—15 μ.

Клейстокарпии многочисленные, разбросанные, погруженные в сплетение мицелия, сверху сильно вдавленные, темнокоричневые, почти черные, 160—203 μ в диаметре. Придатки многочисленные, более или менее извилистые или прямые, вильчато разветвленные, у основания слегка окрашенные или бесцветные. Сумки многочисленные, эллипсоидальные, реже широко эллипсоидальные или эллипсоидально-цилиндрические, со слабо заметным перехватом в верхней части, 69—97×28—34 μ, на хорошо выраженной, часто удлиняющейся ножке.

Споры в сумке числом 2, удлиненно-эллипсоидальные или реже широко эллипсоидальные, 26—34×14—16 μ.

На *Trigonella* sp. — Южн. Казахстан: Чимган-Арашан.

Leguminosae — Vicia

22) f. **viciae** (Jacz.).

Syn.: *Leveillula taurica* Arn. f. *viciae* Jacz. Ячевский, Мучн.-росян. гр. (1927) 415.

Грибница рыхлая, вначале в виде отдельных, неправильной формы пятен, затем сливающихся и образующих сплошной тонкий войлочный налет на обеих сторонах листа, разрушающаяся вначале на нижней, а затем и на верхней поверхности.

Первичные конидии ланцетовидные, с закругленным основанием, 34—64×11—20 μ, в среднем 51.4×14.8 μ. Отношение длины к ширине 2.2—5.2, в среднем 3.5. Вершины кривой по длине конидий 54.0 μ, по ширине — 13.5 μ (из 200 промеров). Вторичные конидии цилиндрические, иногда с закругленной вершиной, 47—57×15—18 μ (по Ячевскому конидии 24—50×11—18 μ, без указания их характера).

Клейстокарпии немногочисленные, разбросанные, погруженные в сплетение грибницы, сверху вдавленные, 130—219 μ в диаметре (по Ячевскому 120—150 μ), очень темные, почти черные. Придатки многочисленные, коленчатые, окрашенные, 2—3-кратко ветвящиеся, хорошо сохраняющиеся при постепенном разрушении грибницы. Сумки цилиндрические, эллипсоидальные или эллипсоидально-цилиндрические, иногда с расширенным основанием, 66—89×26—32 μ (по Ячевскому 50—28 μ), на хорошо заметной ножке, с ясно выраженным перехватом в верхней части.

Споры в сумке числом 2, эллипсоидальные, 27—34×14—15 μ (рис. 35).

На *Vicia tenuifolia* Roth. — Таджикистан: Туркестанский хребет, южный склон, подъем на пер. Шахристан; южн. Киргизия: Арсланбоб; южн. Казахстан: Бастандыкский район, горы Каржан-Тау, Ак-Таш, вершина восточного склона. На *V. cracca* L. — Южн. Киргизия: Арсланбоб; Казахстан: б. Алмаатинский у. (по Запрометову). На *Vicia* sp. — Южн. Казахстан: Угамский хребет (по Запрометову); Киргизия: Иссык-

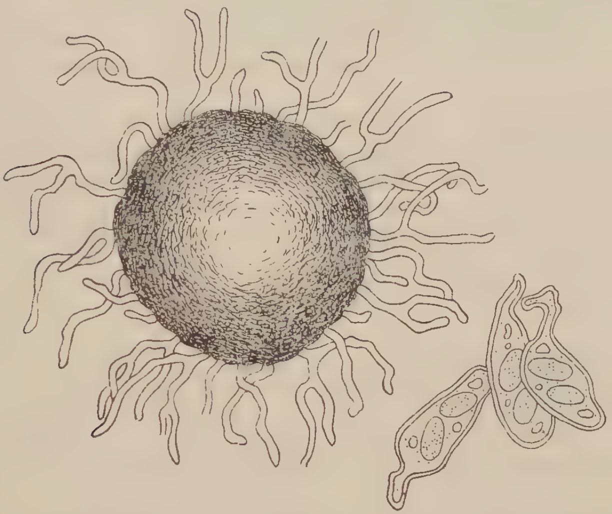


Рис. 35. *Leveillula leguminosarum* Golov. f. *viciae* (Jacz.). Клейстокарпий и сумки со спорами.

Кульская обл., Кантский район. На *V. costata* Ldb. — Джунгарский Ала-Тау.

Ячевский указывает распространение формы на *V. tenuifolia* Roth. в Чехословакии и в Австралии.

Papaveraceae

14. **Leveillula papaveracearum** Golov.

Конидии ланцетовидные, 42—76×7—17 μ.

Клейстокарпии 72—250 μ в диаметре.

Вид известен на двух родах сем. *Papaveraceae*.

Papaveraceae — Argemone

1) f. **argemones** Golov. f. nov.

Грибница рыхло-войлочная, в виде отдельных, затем сливающихся пятен, на обеих сторонах листа. Конидиальный налет на нижней стороне листа мучнистый, простирающийся по всей или почти всей поверхности.

Первичные конидии медленно суживающиеся к вершине, 59—76×14—17 μ, вторичные — эллипсоидальные или кверху расширенные, 56—76×14—20 μ.

Клейстокарпии погруженные в сплетение грибницы, сверху сильно вдавленные, 180—250 μ в диаметре, с неясно выраженными клетками перидия. Сумки многочисленные, заметно перехваченные в верхней

части, эллипсоидальные или удлиненно-яйцевидные, 73—90×28—40 μ, на хорошо выраженной ножке.

Споры числом по 2 в сумке, эллипсоидальные, 22—34×14—20 μ.

На *Argemone platyceras* Link. et Ott. — Узбекистан: Ташкент, Бот. сад.

Papaveraceae — Glaucium

2) f. **glaucii** Golov. f. nov.

Конидиальная стадия *Oidiopsis glaucii* Golov.

Налет конидиальных плодоношений бледный, мучнистый, почти незаметный. Конидиеносцы выступающие из устьиц, удлиненные, 75—140×6—7.5 μ.

Первичные конидии одиночные на вершинах конидиеносцев, ланцетовидные, на вершине заостренные, у основания притупленные, 42—65×7—18 μ, с редкими бородавочками. Вторичные конидии цилиндрические, таких же размеров, как и первичные.

На *Glaucium fimbrilliferum* (Trautv.) B. Fedtsch. — Узбекистан: Чаткальский хребет.

Ranunculaceae

15. **Leveillula ranunculacearum** Golov.

Syn.: *Leveillula taurica* Arn. l. c.

Конидии ланцетовидные, 65—72×8—18 μ, в среднем 54—63××13—14 μ. Отношение длины конидий к их ширине 2.8—6.8, в среднем 4.1—4.3

Клейстокарпии 105—243 μ в диаметре.

Вид, встречающийся на растениях различных родов сем. *Ranunculaceae* и распадающийся на формы, морфологически различающиеся на различных родах семейства.

Ranunculaceae — Clematis

1) f. **clematidis** (Jacz.).

Syn.: *Leveillula taurica* Arn. f. *clematidis* Jacz. Ячевский, Мучн.-росян. гр. (1927) 416.

Грибница, образующая вначале рыхлый, затем становящийся более плотным налет, в виде отдельных пятен неправильной формы и величины, затем сливающихся.

Первичные конидии ланцетовидные, к основанию суживающиеся и усеченные у самого основания, 42—65×8—16 μ, в среднем 54.3×12.8 μ. Отношение длины к вершине 3.05—6.8, в среднем 4.1. Вершины кривой по длине конидий 54.0—55.35—56.7 μ, по ширине — 13.5 μ (из 200 промеров). Вторичные конидии цилиндрические, с закругленной, иногда несколько расширенной вершиной, у основания усеченные, реже закругленные, 39—47×11—14 μ.

Клейстокарпии разбросанные, погруженные в сплетение грибницы, сверху вдавленные, темнокоричневые, почти черные, 105—194 μ в диаметре. Сумки многочисленные, эллипсоидальные, эллипсоидально-цилиндрические, реже цилиндрические или неравнобокие, с перехватом в верхней части, 68—90×27—37 μ, на хорошо выраженной, иногда короткой или тонкой удлиняющейся ножке.

Споры в сумке числом по 2, широко эллипсоидальные, почти шаровидные или иногда эллипсоидальные, 24—34×15—19 μ.

На *Clematis* sp. — Узбекистан: Ташкент. На *Cl. orientalis* L. — Узбекистан: Ташкент; Казахстан: Тургайская обл. На *Cl. songarica* Bge. — Горный Зеравшан (по Комарову).

Ranunculaceae — Delphinium

2) f. **delphinii** Golov. f. nov.

Грибница, образующая войлочный налет на листьях и стеблях.

Первичные конидии ланцетовидные, с несколько расширенным и закругленным основанием, очень редкие, вторичные — чаще бородавчатые, цилиндрические, с закругленной вершиной и усеченным основанием, иногда к вершине расширяющиеся или у основания закругленные, 36—54×12—15 μ.

Клейстокарпии 203—236 μ в диаметре. Сумки многочисленные, эллипсоидальные или мешковидные, на ножках, с оттянутой вершиной, 94—105×30—32 μ, двуспорые.

Споры 32—35×18—19 μ.

На *Delphinium* sp. — Таджикистан: Памир, сел. Ван-Кала по р. Гунт (2400 м над ур. м.).

Ranunculaceae — Nigella

3) f. **nigellae** Golov. f. nov.

Грибница, образующая плотный, войлочный налет в виде отдельных пятен на листьях и стеблях.

Клейстокарпии незрелые.

Первичные конидии ланцетовидные, с закругленным основанием, редко встречающиеся, вторичные — цилиндрические, с закругленной вершиной и усеченным основанием, иногда несколько суживающиеся у самой вершины и основания, 41—53×14—18 μ.

На *Nigella sativa* L. — Узбекистан: Ферганская обл., Пахталык-Куль близ Намагана.

Ranunculaceae — Thalictrum

4) f. **thalictri** (Jacz.).

Syn.: *Leveillula taurica* Arn. f. *thalictri* Jacz. Ячевский, Мучн.-росян. гр. (1927) 416.

Грибница в виде отдельных пятен, затем сливающихся и образующих сплошной плотный войлочный, слегка буроватый налет на нижней стороне листовой пластинки.

Первичные конидии ланцетовидные, до копьевидных, усеченные и суживающиеся у самого основания, 46—72×12—18 μ, в среднем 62.7—14.04 μ. Отношение длины к ширине 2.8—6.3, в среднем 4.3. Вершины кривой по длине конидий 58.95—60.75 μ, по ширине — 13.5 μ (из 94 промеров). Вторичные конидии редко бородавчатые, цилиндрические, с закругленной вершиной и усеченным основанием, чаще постепенно расширяющиеся к вершине, 51—68×12—15 μ (Ячевский, не характеризуя конидий, указывает их размеры 35—45×12—14 μ).

Клейстокарпии редко разбросанные, погруженные в сплетения мицелия, сверху вдавленные, темнокоричневые, 162—243 μ в диаметре (Ячевский указывает размеры 115—160 μ). Придатки хорошо развитые, многочисленные, извилистые, иногда коленчатые, древовидно ветвящиеся, окрашенные, до 227 μ длиной. Сумки многочисленные, цилиндрические, иногда изогнутые, эллипсоидально-цилиндрические, до эллипсоидальных, реже неравнобокие, со слабо заметным перехватом в верхней

части или без него, 77—120×27—35 μ, на хорошо развитой, часто длинной ножке (по Ячевскому сумки 65—80×28—32 μ).

Споры числом по 2 в сумке, эллипсоидальные или широко эллипсоидальные, до шаровидных, 24—34×15—19 μ (по Ячевскому 24—28×14 μ).

На *Thalictrum minus* L. — Узбекистан: Наманганская обл., сел. Гурул-Коссон.

Rosaceae

16. Leveillula rosacearum Golov.

Syn.: *Leveillula taurica* Arn. l. c.

Грибница типичная для рода, в виде плотного, войлочнообразного налета.

Первичные конидии ланцетовидные, 59—69×11—14 μ, вторичные — цилиндрические, с закругленной вершиной и усеченным основанием, 46—54×12—15 μ.

Клейстокарпии 146—202 μ в диаметре, с хорошо развитыми многочисленными извилистыми или коленчатыми, на концах вильчато разветвленными придатками. Сумки 74—95×27—34 μ.

Споры числом по 2 в сумке (иногда 3), 27—32×14—18 μ.

На растениях сем. *Rosaceae.*

Rosaceae — Exochorda

1) **f. exochordae** (Jacz.).

Syn.: *Leveillula taurica* Arn. f. *exochordae* Jacz. Ячевский, Мучн.-росян. гр. (1927) 417.

Грибница в виде плотного войлока покрывает нижнюю часть листовой пластинки.

Первичные конидии ланцетовидные, 59—69×11—14 μ, вторичные — цилиндрические, с закругленной вершиной и усеченным основанием, 46—54×12—15 μ.

Клейстокарпии многочисленные, разбросанные, погруженные в сплетение грибницы, 146—202 μ в диаметре, с неясно выраженными клетками перидия. Придатки многочисленные, хорошо развитые, извилистые, иногда коленчатые, вильчато разветвленные, бесцветные или у основания слабо окрашенные. Сумки многочисленные, цилиндрические или эллипсоидально-цилиндрические, до эллипсоидальных, иногда неравнобокие, со слабо выраженным перехватом в верхней части, чаще без него, 74—95×27—34 μ (по Ячевскому 90×25 μ), на хорошо выраженной ножке.

Споры числом по 2 в сумке (Ячевский указывает наличие иногда в сумке 3 спор), эллипсоидальные или удлиненно-эллипсоидальные, 27—32×14—18 μ (по Ячевскому 32×16 μ).

На *Exochorda Korolkowi* Lav. (*Ex. Alberti* Rgl.). — Узбекистан: Бухара; Киргизия: Джелал-Абадский округ, ур. Кулома.

Ячевский указывает на встречаемость формы в Иране.

Saxifragaceae

17. Leveillula saxifragacearum Golov.

Грибница обычного типа, характерная для рода в целом, вначале слабо заметная, паутинистая, на нижней стороне листа, затем уплотняющаяся и широко простирающаяся на обеих сторонах листовой пластинки.

Первичные конидии ланцетовидные, на вершине заостренные, 37—80×11—19 μ, с отношением длины к ширине 2.8—7.38, в среднем

4.09. Вторичные конидии цилиндрические или слегка к вершине расширяющиеся, на обоих концах закругленные, 40—54×12—16 μ.

Клейстокарпии 173—220 μ, с ломкими, плохо сохраняющимися придатками. Сумки многочисленные, 61—81×20—28 μ.

Споры числом по 2 в сумке, 87—34×10—18 μ.

На растениях сем. *Saxifragaceae*.

Saxifragaceae — Ribes

1) f. **ribis** Golov. f. nov.

Грибница паутинистая, преимущественно на нижней стороне листа, более или менее равномерно распространяющаяся без образования резко очерченных участков.

Первичные конидии ланцетовидные, на вершине заостренные, на длинных септированных конидиеносцах, 38—80×11—19 μ, в среднем 56.1×13.7 μ. Отношение длины к ширине 2.8—7.38, в среднем 4.09. Вершины кривой по длине конидий 60.75 μ, по ширине — 13.5 μ (из 200 промеров). Вторичные конидии цилиндрические или слегка к вершине расширяющиеся, с обеих сторон закругленные, 40—54×12—16 μ (рис. 36).

Рис. 36. *Leveillula saxifragacearum* Golov. f. *ribis* Golov. Первичная (*а*) и вторичная (*б*) конидии и сумки (*в*).

Клейстокарпии шаровидные, коричневые, 137—220 μ в диаметре. Придатки простые, ломкие, не сохраняющиеся, бесцветные. Сумки многочисленные, эллипсоидальные, эллипсоидально-цилиндрические, неравнобокие, иногда слегка изогнутые, с ясно выраженным, реже слабо заметным или отсутствующим перехватом в верхней части, 61—81×20—28 μ на хорошо выраженной ножке, иногда удлиняющейся.

Споры числом по 2 в сумке, 27—34×10—18 μ, эллипсоидальные, реже яйцевидные.

На *Ribes* sp. — Таджикистан: Памир, сел. Дарга, по р. Гунт (2400 м над ур. м.).

Thymelaeaceae

18. **Leveillula thymelaeacearum** Golov.

Syn.: *Leveillula taurica* Arn. l. c.

Грибница в виде плотного войлочного налета.

Первичные конидии ланцетовидные, 34—68×8—18 μ, с отношением длины к ширине 2.7—7.0, вторичные — цилиндрические, на обоих концах закругленные, 43—55×11—14 μ.

Клейстокарпии 130—219 μ, с хорошо развитыми, древовидно разветвленными придатками. Сумки 67—93×23—31 μ.

Споры числом по 2 в сумке, 22—30×13—18 μ.

Thymelaeaceae — Diarthron

1) f. **diarthronis** (Jacz.).

Syn.: *Leveillula taurica* Arn. f. *diarthronis* Jacz. Ячевский, Мучн.-росян. гр. (1927) 418.

На *Diarthron vesiculosum* (Fisch. et Mey.) C. A. M. — Горный Зеравшан (по Ячевскому).

2) f. **thymelaeae** (Jacz.).

Syn.: *Leveillula taurica* Arn. f. *thymelaeae* Jacz. Ячевский, Мучн.-росян. гр. (1927) 418.

Грибница в виде плотного войлока, покрывающего сплошным налетом стебли и листья.

Первичные конидии ланцетовидные, с закругленным основанием, 34—68×8—18 μ, в среднем 52.2×12.5 μ. Отношение длины к ширине 2.7—7.0, в среднем 4.19. Вершины кривой по длине конидий 54.0 μ, по ширине — 13.5 μ (из 200 промеров). Вторичные конидии цилиндрические, закругленные с обоих концов или у основания усеченные, к вершине постепенно расширяющиеся, 43—55×11—14 μ.

Клейстокарпии многочисленные, погруженные в сплетение мицелия, сверху сильно вдавленные, 130—219 μ в диаметре, темнокоричневые, почти черные, с неясно выраженными клетками перидия. Придатки многочисленные, хорошо развитые, извилистые, древовидно разветвленные, бородавчатые, иногда слегка окрашенные, чаще бесцветные. Сумки многочисленные, цилиндрические, иногда к основанию слегка суживающиеся, с хорошо заметным перехватом в верхней части, 67—93×22—31 μ, на длинной, хорошо выраженной ножке.

Споры числом по 2 в сумке, эллипсоидальные или широко эллипсоидальные, до шаровидных, 22—30×13—18 μ.

На *Thymelaea Passerina* Coss. et Germ. (*Lygia Passerina* Fas.) и *Thymelaea* sp. — Узбекистан: Кашка-Дарьинская обл.; Киргизия: у ст. Джелалабад, Фрунзенский район, с. Мамаевка; Азербайджан: Нахичеванский край, Наташинский район.

Ячевский указывает распространение формы в южной Европе и в пределах Советского Союза в Таджикистане (Горный Зеравшан) на *Thymelaea* sp.

Zygophyllaceae

19. **Leveillula taurica** (Lév.) Arn. Ann. des Epiphyt. 7 (1921). 92.

Syn.: *Erysiphe taurica* Lév. Ann. Sci. Nat. 3 sér. 15 (1851) 61. — *Erysiphe pegani* Sorok. Rev. Mycol. XI (1889) 149.

Грибница обычного для рода характера.

Первичные конидии ланцетовидные, удлиненные, 34—80×8—24 μ, в среднем 54—63×9—22 μ. Отношение длины к ширине 2.1—8.6, в среднем у разных форм от 3.8 до 4.03.

Клейстокарпии 113—206 μ в диаметре, с хорошо развитыми многочисленными, извилистыми и разветвленными придатками.

Zygophyllaceae — Nitraria

1) f. **nitrariae** Jacz. Ячевский, Мучн.-росян. гр. (1927) 420.

Грибница в виде плотного пленчатого белого налета на обеих сторонах листа, белая, затем сереющая при массовом образовании клейстокарпиев.

Конидии не найдены.

Клейстокарпии многочисленные, густо расположенные на обеих сторонах листьев, сверху вдавленные, коричневые, 139—180 μ в диаметре, с неясно выраженными клетками перидия, тонкостенные, с просвечивающими сумками. Придатки простые, тонкие, ломкие, густо пере-

плетающиеся с грибницей. Сумки эллипсоидальные или булавовидные, часто неправильные от взаимного давления, нередко изогнутые, в прочных пучках, 70—95×33—40 μ, незрелые.

На *Nitraria Schoberi* L. — Казахстан; р. Нарын (приток р. Или), Нарынская ясеневая лесная дача.

Ячевский отмечает наличие формы на *Nitraria Schoberi* L. в б. Терской обл., Кизлярский у.

Zygophyllaceae — Peganum

2) f. **pegani** Jacz. Ячевский, Мучн.-росян. гр. (1927) 420.

Syn.: *Erysiphe pegani* Sorok. l. c.

Грибница плотная, войлочная, образующая сплошной налет на листьях и стеблях (Ячевский указывает наличие грибницы только на листьях).

Первичные конидии ланцетовидные, с закругленным основанием, бородавчатые, 34—80×9—19 μ, в среднем 53.6×13.2 μ. Отношение длины к ширине 2.18—5.8, в среднем 4.03. Вершины кривой по длине конидий 49.95—54.0—60.75 μ, по ширине — 13.5 μ (из 200 промеров). Вторичные конидии бородавчатые, цилиндрические, иногда с вздувающейся, закругленной вершиной, усеченные у основания, 45—64×11—14 μ (Ячевский, не характеризуя конидий, указывает, что они продолговатые, в цепочках, 35—42×11—12 μ).

Клейстокарпии многочисленные, разбросанные, погруженные в плотное сплетение грибницы, шаровидные, темнокоричневые, 138—227 μ в диаметре (по Ячевскому 130—165 μ). Придатки хорошо развитые, многочисленные, извилистые, бородавчатые, ветвящиеся, окрашенные (по Ячевскому придатки простые). Сумки многочисленные, цилиндрические, редко эллипсоидальные, со слабо выраженным перехватом в верхней части или иногда без него, 68—90×24—83 μ, на хорошо выраженной ножке (по Ячевскому сумок до 20, 44—45×10—20 μ).

Споры числом по 2 в сумке, удлиненно-эллипсоидальные, 27—35×14—19 μ (по Ячевскому споры в сумке числом до 4, 10—11×4—5 μ).

На *Peganum Harmala* L. — Узбекистан: Ферганская обл., Ташкентская обл., Самаркандская обл., Бухарская обл.; Таджикистан: Зеравшанский хребет, у сел. Мадрушкат, северные склоны Гиссарского хребта, долина р. Ягноб, сел. Анзоб (3000 м над ур. м.), Памир, Селекционная станция, по р. Пяндж (2700 м над ур. м.); Туркменистан: Серахс; Киргизия: г. Ош, Иссык-Кульская обл., Койсара; Армения: Калаки; Азербайджан: Ганджа; Дагестан. На *Peganum* sp. — Узбекистан: Тарнау близ Ташкента (Среднеазиатская станция ВИР), Хавастский район у сел. Чеканд, долина р. Ангрен у сел. Аблык; южн. Казахстан: Зап. Тянь-Шань, Ак-Таш.

Ячевский указывает распространение формы в пределах Советского Союза в Средней Азии, Астраханской обл., Дагестане, Закавказье и в Крыму, а также в Персии и в Афганистане.

Zygophyllaceae — Zygophyllum

3) f. **zygophylli** (Maire) Jacz. Ячевский, Мучн.-росян. гр. (1927) 420.

Syn.: *Erysiphe taurica* Lév. var. *zygophylli* Maire, Bull. Soc. Sci. Nat. Nancy, 3, VI (1905) 6.

Грибница плотная, войлочная, в виде сплошного налета на листьях и стеблях.

Первичные конидии бородавчатые, ланцетовидные, иногда копьевидные, книзу расширяющиеся и закругленные у основания, 43—77×
×9—24 μ, в среднем 63×17 μ. Отношение длины конидий к их ширине 2.5—6.0, в среднем 3.8. Вершины кривой по длине конидий 66.15 μ, по ширине — 14.85—16.2 μ (из 200 промеров). Вторичные конидии бородавчатые, цилиндрические, иногда вздувающиеся к вершине, закругленные на вершине и усеченные у основания, 47—64×14—18 μ (Ячевский, не характеризуя конидий, указывает, что они удлиненно-цилиндрические, 56—72×12—14 μ).

Клейстокарпии многочисленные, погруженные в плотное сплетение грибницы, сверху сильно вдавленные, шаровидные, темнокоричневые, почти черные, 113—203 μ в диаметре. Придатки хорошо развитые, слегка извилистые, редко ветвящиеся, окрашенные, до 8 μ толщиной. Сумки многочисленные, эллипсоидальные, со слабо выраженным перехватом в верхней части, 70—90×27—35 μ, на хорошо выраженной, иногда тонкой, удлиняющейся ножке.

Споры числом по 2 в сумке, яйцевидные, 22—27×15—16 μ.

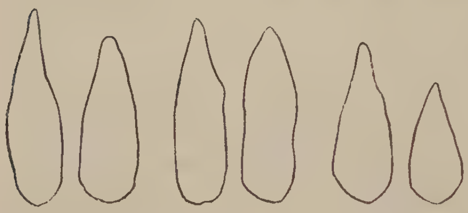
На *Zygophyllum fabago* L — Узбекистан: Нарпайский район; Туркмения. На *Z. Eichvaldii* C. A. M. — Узбекистан: Хива. На *Zygophyllum* sp. — б. Туркестан (по Ячевскому); Азербайджан, Ганджа.

Ячевский указывает распространение формы в пределах Советского Союза, в Средней Азии, а также в Персии и Средиземноморской области.

IV. Sectio Microspora

Первичные конидии ланцетовидные, по форме напоминающие конидии секции *Macrospora*, но значительно меньших размеров — до 68 μ длиной и до 28 μ в диаметре, со средним отношением длины к ширине конидий от 3.1 до 4.1 (рис. 37).

Клейстокарпии также меньше размеров, чем у секции *Macrospora* — до 259 μ в диаметре (табл. 5).



1 2 3 4 5 6

Рис. 37. Первичные конидии, характерные для видов секции *Microspora*. *1 — Leveillula umbelliferarum* Golov. f. *eryngii; 2* — f. *dauci; 3 — L. solanacearum* Golov. f. *solani; 4 — L. campanulacearum* Golov. f. *codonopsis; 5 — L. cucurbitacearum* Golov. f. *cucurbitae; 6 — L. scrophulariacearum* Golov. f. *dodartiae.*

Boraginaceae

20. Leveillula boraginacearum Golov.

Syn.: *Leveillula taurica* Arn. l. c.

Грибница в виде плотного войлочного налета, характерная для рода в целом.

Первичные конидии ланцетовидные, на вершине заостренные и у самого основания суженные и усеченные или закругленные, 38—64×
×9—20 μ, в среднем 60×16 μ, с отношением длины к ширине 2.4—6.0. Вторичные конидии продолговато-эллипсоидальные или почти цилиндрические, на вершине закругленные и у основания усеченные, по размерам близкие к вершинным.

Клейстокарпии 120—200 μ в диаметре, с многочисленными ветвистыми придатками.

На видах сем. *Boraginaceae*.

Таблица 5

Величина конидий и клейстокарпиев у видов секции *Microspora*

Наименование семейств питающих растений	Характеристика первичных конидий				Величина клейстокарпиев μ
	колебания размеров μ	средние размеры μ	отношения	среднее отношение	
Caryophyllaceae . . .	47—67 × 15—23	62.1 × 18.5	2.5—4.4	3.4	137—250
Scrophulariaceae . .	34—67 × 9—20	52 × 14	2.2—5	3.4	98—202
Cruciferae	34—67 × 7—20	59 × 13	2.05—5.5	3.8	145—200
Umbelliferae	30—67 × 7—19	48 × 13	2.3—5.2	3.8	129—226
Polemoniaceae . . .	35—67 × 12—23	—	—	—	—
Pedaliaceae	28—67 × 9—22	52 × 15	1.9—6.5	3.4	175
Plumbaginaceae . . .	37—66 × 12—17	50 × 15	—	—	200—260
Boraginaceae	38—64 × 9—20	60 × 16	2.5—6.0	4.1	—
Rutaceae	34—63 × 8—28	49 × 14	2.2—6.0	3.1	137—210
Linaceae	27—62 × 12—17	—	—	—	110—220
Solanaceae	42—61 × 8—16	—	—	—	160—210
Capparidaceae . . .	34—61 × 7—19	48 × 13	1.7—5.8	3.7	113—218
Guttiferae	40—59 × 8—16	—	—	—	162—194
Campanulaceae . . .	34—58 × 9—19	45 × 13	2.4—5	3.4	120—190
Cistaceae	38—55 × 13—20	—	—	—	158—220
Elaeagnaceae	42—51 × 11—14	—	—	—	129—210
Cucurbitaceae	39—46 × 10—15	—	—	—	72—145
Polygonaceae	32—39 × 11—12	—	—	—	160—210
Plantaginaceae . . .	35 × 15	—	—	—	150—180

Boraginaceae — Caccinia

1) f. **cacciniae** (Jacz.).

Syn.: *Leveillula taurica* Arn. f. *cacciniae* Jacz. Ячевский, Мучн.-росян. гр. (1927) 406.

На листьях *Caccinia dubia* Bge. — Таджикистан: Горный Зеравшан (по Ячевскому).

Boraginaceae — Cerinthe

2) f. **cerinthe** (Jacz.).

Syn.: *Leveillula taurica* Arn. forma *cerinthe* Jacz. Ячевский, Мучн.-росян. гр. (1927) 398.

На листьях *Cerinthe major* L. — В Крыму.

Форма известна из южной Европы.

Boraginaceae — Heliotropium

3) f. **heliotropii** (Teich.).

Syn.: *Leveillula taurica* Arn. f. *heliotropii* Teich. (in herbario).

Конидиальная стадия (*Oidiopsis boraginaceis*).

Грибница на листьях и стеблях в виде плотного войлочного налета.

Первичные конидии ланцетовидные, на вершине заостренные и у основания суженные и усеченные или иногда закругленные, 38—67 × 9.20 μ, в среднем 59.8 × 16.6 μ. Отношение длины конидий к их ширине 2.5—6.0, в среднем 4.1. Вершины кривой по длине конидий 49.95—55.35 μ, по ширине — 14.85—16.2 μ. Вторичные конидии цилиндрические, на вершине и у основания закругленные или у основания слегка суженные и усеченные и к вершине расширяющиеся, примерно таких же размеров, как и первичные или несколько мельче их.

На *Heliotropium dasycarpum* Led. — Узбекистан: Ташкент, Кенимехский район; южн. Киргизия: Базар-Курга́нский район, Арсланбоб.

На *H. jaxarticum* Bge. — Пески Керей-Кумы в юго-вост. Прибалхашье.

Boraginaceae — Lappula (Echinospermum)

4) f. **lappulae** (Jacz.).

Syn.: *Leveillula taurica* Arn. f. *lappulae* Jacz. Ячевский, Мучн.-росян. гр. (1927) 398.

На листьях *Lappula echinophora* (Pall.) O. Ktze. — Туркестан (по Ячевскому).

Campanulaceae

21. **Leveillula campanulacearum** Golov.

Грибница обычного для *Leveillula* типа, обильная, часто покрывающая целиком пораженные органы.

Первичные конидии ланцетовидные, 34—58×9—19 μ, в среднем 45×13 μ. Отношение длины конидий к их ширине 2.4—5, в среднем 3.4.

Клейстокарпии 120—190 μ в диаметре, с хорошо развитыми, ветвистыми придатками.

Campanulaceae — Codonopsis

1) f. **codonopsis** Golov. f. nov.

Грибница более или менее плотная, войлочная, клочковатая, в виде отдельных пятен, разбросанных преимущественно на нижней поверхности листовой пластинки, затем сливающихся.

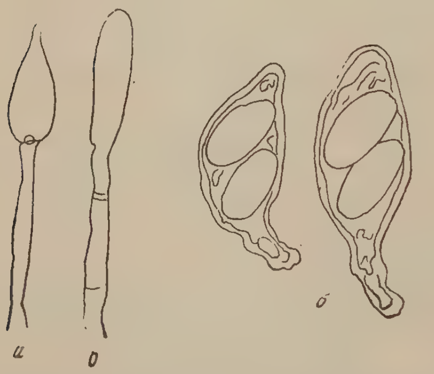


Рис. 38. *Leveillula campanulacearum* Golov. f. *codonopsis* Golov. Первичная (*а*) и вторичная (*б*) конидии и сумки со спорами (*в*).

Первичные конидии ланцетовидные, кверху заостренные, 35—58×9—19 μ, в среднем 45.5×13.2 μ. Отношение длины конидий к их ширине 2.4—5.0, в среднем 3.4. Вершины кривой по длине конидий 46.4 μ, по ширине — 13.9 μ (из 89 промеров). Вторичные конидии удлиненно-эллипсоидальные, почти цилиндрические, на вершине закругленные, снизу усеченные, такой же величины, как и вершинные (рис. 38).

Клейстокарпии погруженные в мицелий, сильно сверху вдавленные, 160—190 μ в диаметре, темные, почти черные. Придатки многочисленные, ветвистые, у основания буреющие, 4 μ толщиной. Сумки многочисленные, до 28 в клейстокарпии, 80—95×25—35 μ, булавовидные, эллипсоидальные, иногда неравнобокие, на хорошо выраженной ножке, с более или менее хорошо выраженным перехватом в верхней части.

Споры числом по 2 в сумке, 30—34×15—16 μ.

На *Codonopsis ovata* Benth. — Таджикистан: Дарваз, зап. Памир, Хорог, Зеравшанский хребет, у сел. Мадрушкат.

Campanulaceae — Phytheuma

2) f. **phytheumatis** (Jacz.).

Syn.: *Leveillula taurica* Arn. f. *phytheumatis* Jacz. Ячевский, Мучн.-росян. гр. (1927) 398.

На листьях, стеблях и цветах.

Грибница обильная, развивающаяся главным образом на нижней поверхности листьев часто со сплошным покрытием листовой пластинки. На верхней поверхности грибница развита значительно слабее, распространяясь почти исключительно по жилкам листа.

Первичные конидии не найдены. Вторичные конидии 47—54×11—15 μ.

Клейстокарпии многочисленные, сверху сильно вдавленные, вполне погруженные в мицелий, 120—180 μ в диаметре, темнокоричневые, почти черные. Клетки перидия неправильно многогранные, не вполне ясно выраженные. Придатки буреющие у основания и светлокоричневые у вершины, разветвленные, 5.4—6.75 μ толщиной. Сумки числом до 30 и больше в клейстокарпии, булавовидные, эллипсоидальные, редко с более или менее ясным перехватом в верхней части, 67—88×24—27 μ.

Споры числом по 2 в сумке, почти постоянной величины — 30—34×16—19 μ.

На *Phytheuma argutum* Rgl. — Южн. Казахстан: Бастандыкский район, горы Каржан-Тау, Ак-Таш. На *Ph. Regelii* Trautv. — Узбекистан: Туркестанский хребет, близ Самарканда.

Capparidaceae

22. **Leveillula capparidacearum** Golov.

Syn.: *Leveillula taurica* Arn. l. c.

Грибница характерная для рода в целом, вначале в виде отдельных пятен, затем сливающихся.

Первичные конидии ланцетовидные, у основания суженные, 34—61×7—19 μ, с отношением длины к ширине 1.7—5.8. Вторичные конидии продолговато-эллипсоидальные или почти цилиндрические, близкие по размерам к первичным.

Клейстокарпии 113—220 μ, с ломкими и плохо сохраняющимися придатками.

На видах *Capparidaceae*.

Capparidaceae — Capparis

1) f. **capparidis** (Jacz.).

Syn.: *Leveillula taurica* Arn. f. *capparidis* Jacz. Ячевский, Мучн.-росян. гр. (1927) 399.

Грибница плотная, войлочная, вначале в виде отдельных пятен неправильной формы, различной величины, затем сливающихся с образованием сплошного налета, покрывающего нижнюю и верхнюю поверхности листовой пластинки (Ячевский указывает налет на листьях, плодах и побегах).

Конидиальный налет в виде слабо заметных, неправильной формы отдельных пятен, мучнистый.

Первичные конидии ланцетовидные, суженные у основания, с хорошо заметной продольной сетчатой складчатостью, 34—61×7—19 μ, в среднем 48.1×12.8 μ. Отношение длины к ширине 1.7—5.8, в среднем 3.7. Вершины кривой по длине конидий 47.25 μ, по ширине — 13.5 μ

(из 200 промеров). Вторичные конидии цилиндрической формы, расширяющиеся кверху, с вершиной более закругленной, чем основание, так же как и первичные с ясно заметной продольно-сетчатой складчатостью, 39—61×11—19 μ (по Ячевскому 21×10.5 μ, без указания характера конидий).

Клейстокарпии многочисленные, разбросанные, погруженные в плотное сплетение грибницы, сверху вдавленные, 113—219 μ в диаметре (по Ячевскому 160—190 μ), темнокоричневые, почти черные. Клетки перидия с закругленными углами, неправильной формы, часто с извилистыми контурами. Придатки ломкие, не сохраняющиеся. Сумки многочисленные, продолговато-эллипсоидальные, до цилиндрических, с хорошо заметным перехватом в верхней части, на ясно выраженной, удлиненной ножке, 74—101×26—31 μ (по Ячевскому 70—78×18—24 μ).

Споры числом по 2 в сумке, эллипсоидальные, 28—32×13—15 μ (по Ячевскому, 21—24×14 μ).

На *Capparis spinosa* L. — Узбекистан: Хавастский район, сел. Чаканд, Тарнау близ Ташкента (Среднеазиатская станция ВИР), горы Бабатаг и другие районы (степи); Киргизия: г. Ош; Туркменистан: Фирюза, Кштут (по Естифееву).

Ячевский указывает распространение формы в пределах Советского Союза в Средней Азии, а также в Иране.

Caryophyllaceae

23. **Leveillula caryophyllacearum** Golov.

Syn.: *Leveillula taurica* Arn. l. c.

Грибница обычного типа, войлочная, плотная.

Конидии ланцетовидные, 47—67 μ длиной и 16—23 μ толщиной, в среднем 62×18 μ. Отношение длины конидий к их ширине 2.5—4.4, в среднем 3.4.

Клейстокарпии 137—259 μ в диаметре, с хорошо развитыми разветвленными придатками.

На *Acanthophyllum* по хорошо выраженным ветвлениям придатков Магнус описал *Microsphaera Bornmulleriana*.

Caryophyllaceae — Acanthophyllum

1) f. **acanthophylli** (Speschnev).

Syn.: *Microsphaera Bornmulleriana* Magnus, Verh. Zool.-Bot. (1899) 101. — *Erysiphe acanthophylli* Speschnev, Тр. Тифлисск. Бот. сада, V (1901) 159. — *Leveillula taurica* Arn. f. *acanthophylli* Jacz. Ячевский, Мучн.-росян. гр. (1927) 399.

Грибница войлочная, уплотняющаяся или более или менее рыхлая вследствие скопления приподнимающихся конидиеносцев, в виде сплошного налета на листьях и колючках, разрушающаяся (Ячевский указывает, что грибница не обильная, слабо распространенная, паразитирующая под эпидермисом, состоящая из тонких волнисто изогнутых гиф в 1.5—2 μ с редкими перегородками).

Первичные конидии ланцетовидные, у суженного основания закругленные, бородавчатые или гладкие, 47—69×15—23 μ, в среднем 62.1×18.5 μ. Отношение длины к ширине 2.5—4.4, в среднем 3.4. Вершины кривой по длине конидий 62.1 μ, по ширине — 17.55 μ (из 200 промеров). Вторичные конидии бородавчатые, цилиндрические, закругленные с обоих концов или у основания, 46—68×14—19 μ (Ячевский, не характеризуя конидий, указывает их размеры 38—43×16—19 μ).

Клейстокарпии многочисленные, разбросанные или скученные в небольшие группы, погруженные в сплетения мицелия или сидящие свободно, шаровидные, темнокоричневые или почти черные, 137—259 μ, в диаметре (по Ячевскому клейстокарпии темнокоричневые, шаровидные или приплюснутые, 160—166 μ). Придатки многочисленные, хорошо развитые, извилистые, узловатые, древовидно или вильчато разветвленные, бесцветные (Ячевский указывает, что придатки почти в 2 раза длиннее диаметра клейстокарпия). Сумки многочисленные, эллипсоидальные или широко эллипсоидальные, реже цилиндрические, с хорошо выраженным перехватом в верхней части, 75—96×35—42 μ, на хорошо выраженной, иногда довольно длинной ножке (По Ячевскому сумки числом 18, немногим переходящие середину высоты клейстокарпия, слегка согнутые).

Споры числом по 2 в сумке, широко эллипсоидальные, 32—37×19—20 μ.

На *Acanthophyllum glandulosum* Bge. — Бывш. Туркестан и Закаспийская обл. (по Ячевскому); Персия: пров. Хорасан.

Форма распространена в пределах Советского Союза в Средней Азии, а также в Персии.

Caryophyllaceae — Arenaria

2) f. **arenariae** Golov. f. nov.

Грибница плотная, войлочная, разрушающаяся, в виде сплошного налета на листьях и стеблях.

Первичные конидии ланцетовидные, у основания закругленные, вторичные — цилиндрические, закругленные с обоих концов, некоторые в середине несколько сдавленные, бородавчатые или с мелкой сетчатой складчатостью, 36—51×14—18 μ.

Клейстокарпии многочисленные, разбросанные, погруженные в сплетение мицелия или сидящие свободно, сверху сильно вдавленные, темнокоричневые, почти черные, 145—220 μ в диаметре. Придатки многочисленные, хорошо развитые, извилистые, коленчатые или реже узловатые, вильчато разветвленные, бесцветные. Сумки многочисленные, эллипсоидальные, реже цилиндрические, прямые или изогнутые, неравнобокие, со слабо заметным перехватом в верхней части или без него, 75—93×30—37 μ, на хорошо выраженной, иногда довольно длинной ножке.

Споры числом по 2 в сумке, эллипсоидальные или широко эллипсоидальные, до шаровидных, 24—36×14—20 μ.

На *Arenaria Griffithii* Boiss. — Таджикистан: Памир, у сел. Вархан (правый берег р. Гунт, 2400 м над ур. м.).

Caryophyllaceae — Saponaria

3) f. **saponariae** (Jacz.).

Syn.: *Leveillula taurica* Arn. f. *saponariae* Jacz. Ячевский, Мучн.-росян. гр. (1927) 400.

На листьях и стеблях *Saponaria Griffithiana* Boiss. — Туркестан (по Ячевскому).

Cistaceae

24. **Leveillula cistacearum** Golov.

Syn.: *Leveillula taurica* Arn. l. c.

Грибница обычного типа, характерная для рода.

Первичные конидии ланцетовидные, 38—55×13—20 μ, вторич-

ные — эллипсоидальные или почти цилиндрические, иногда расширяющиеся кверху, 40—52×15—19 μ.

Клейстокарпии 158—220 μ в диаметре, с простыми или разветвленными придатками различной длины, не превышающие по длине диаметра клейстокарпия.

На растениях сем. *Cistaceae.*

Cistaceae — Cistus

1) f. **cisti** (Jaap).

Syn.: *Ovulariopsis cisti* Jaap, Verhandl. Bot. Verein. Brand. (1915) 23. — *Leveillula taurica* Arn. f. *cisti* Jacz. Ячевский, Мучн.-росян. гр. (1927) 401.

На *Cistus albidus* L., *C. monspeliensis* L., *C. salsolifolius* L. — В южн. Европе (только в конидиальной стадии).

Cistaceae — Helianthemum

2) f. **helianthemi** (Jacz.).

Syn.: *Leveillula taurica* Arn. f. *helianthemi* Jacz. Ячевский, Мучн.-росян. гр. (1927) 401.

Первичные конидии ланцетовидные, 38—55×13—19 μ, вторичные — эллипсоидальные или цилиндрические, иногда кверху расширенные, закругленные с обоих концов, 40—52×15—19 μ.

Клейстокарпии 158—220 μ в диаметре. Придатки простые или разветвленные, бесцветные, различной длины — от 58 до 255 μ и толщиной до 8 μ. Сумки числом 6—14, чаще 8—13, кверху несколько суженные, толстостенные (до 2 μ), 80—110×22—41 μ, на хорошо выраженных ножках.

Споры обычно числом по 2 в сумке, реже 3 или 4, эллипсоидальные, 25—35×16—25 μ.

На *Helianthemum songaricum* Schrenk. — Казахстан: ст. Толаман Туркестанско-сибирск. ж. д.

Форма распространена на *Helianthemum canum* (L.) Baumg. в Чехословакии, на *H. oelandicum* Koch и на *H. vulgare* Haertn. в Югославии.

Cruciferae

25. **Leveillula cruciferarum** Golov.

Syn.: *Leveillula taurica* Arn. l. c.

Грибница войлочная, рыхлая.

Первичные конидии ланцетовидные, у основания слегка суженные и затем усеченные, 34—68×7—20 μ, с отношением длины к ширине 2.05—5.56, вторичные — эллипсоидальные или почти цилиндрические, расширяющиеся к вершине и у основания усеченные или реже закругленные, 40—46×11—14 μ.

Клейстокарпии 90—203 μ в диаметре, с многочисленными извилистыми придатками.

На видах сем. *Cruciferae.*

Cruciferae — Lepidium

1) f. **lepidii** (Jacz.).

Syn.: *Leveillula taurica* Arn. f. *lepidii* Jacz. Ячевский, Мучн.-росян. гр. (1927) 406.

Грибница рыхлая, войлочная.

Первичные конидии ланцетовидные, несколько суженные и усеченные у основания, 34—68×7—20 μ, в среднем 59.4—13.3 μ. Отношение

длины к ширине 2.05—5.56, в среднем 3.8. Вершины кривой по длине конидий 54.0 μ, по ширине — 13.5 μ (из 200 промеров). Вторичные конидии цилиндрические, расширяющиеся к вершине, у основания усеченные или реже закругленные, 40—66×11—14 μ.

Клейстокарпии 90—203 μ в диаметре (Ячевский указывает, что клейстокарпии располагаются на обеих сторонах листа, очень многочисленные, погруженные в белый войлок грибницы и придатков, — 145—180—200 μ в диаметре), сильно вдавленные, чашкообразные при засыхании. Придатки бесцветные, переплетающиеся, многочисленные, извилистые. Сумки многочисленные, на длинной ножке, 70—80×32—40 μ.

Споры числом по 2 в сумке, 37—40×16—18 μ.

На видах *Lepidium* — повсеместно в Средней Азии.

Ячевский указывает распространение формы на *Lepidium crassifolium* L. и на *Lepidium latifolium* L. — б. Туркестан.

Очень широко распространенная форма.

Cucurbitaceae — Cucurbita et **Cucumis**

26. **Leveillula cucurbitacearum** Golov.

Грибница рыхлая, разрушающаяся, в виде отдельных угловатых пятен на нижней стороне листовой пластинки.

Первичные конидии ланцетовидные, 40—46×10—15 μ (рис. 39), вторичные — цилиндрические, с закругленной вершиной и усеченным основанием, иногда на вершине также усеченные, 43—54××11—14 μ.

Клейстокарпии редко разбросанные, свободно лежащие, сверху вдавленные, коричневые, 73×146 μ в диаметре. Клетки перидия извилистые, 3—4-гранные, реже 5-гранные, иногда удлиненные, различной величины. Придатки хорошо развитые,

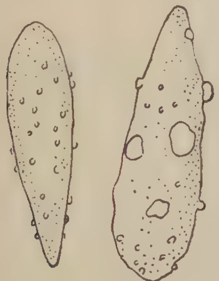


Рис. 39. *Leveillula cucurbitacearum* Golov. Первичные конидии.

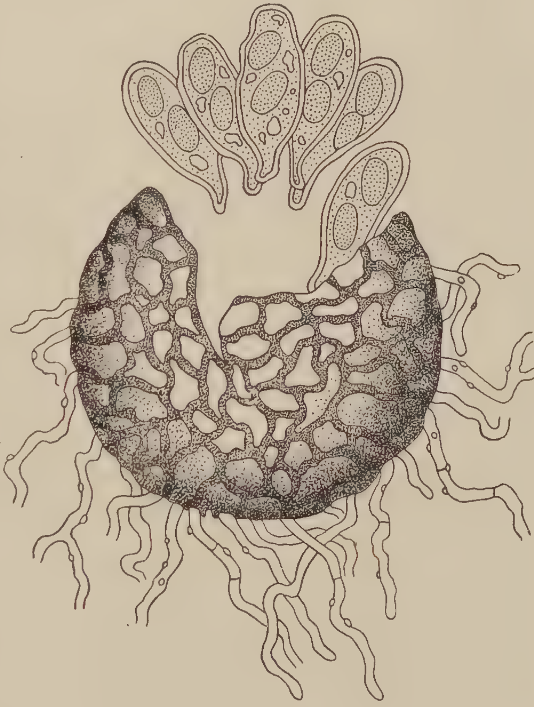


Рис. 40. *Leveillula cucurbitacearum* Golov. Клейстокарпий и сумки.

многочисленные, иногда рудиментарные, до 6.75 μ ширины, окрашенные, иногда с намечающимися ветвлениями в виде коротких отрогов.

Сумки многочисленные, эллипсоидальные, с перехватом в верхней части, неравнобокие, 57—76×24—35 μ, на хорошо выраженной, короткой, реже несколько удлиняющейся ножке.

Споры числом по 2 в сумке, широко эллипсоидальные или иногда яйцевидные, 15—18×9—11 μ (рис. 40).

Форма в последние годы приобретает широкое распространение и значительную вредоносность.

На *Cucurbita pepo* L., *Cucurbita* sp. и *Cucumis sativus* L. — Узбекистан: Тарнау близ Ташкента (Среднеазиатская станция ВИР). На *Cucurbita* sp. — Южн. Киргизия: Арсланбоб.

Elaeagnaceae — Elaeagnus

27. **Leveillula elaeagnacearum** Golov.

Syn.: *Leveillula taurica* Arn. f. *elaeagni* Jacz. Ячевский, Мучн.-росян. гр. (1927) 407.

Грибница рыхло-войлочная, образующая сплошной налет на нижней стороне листовой пластинки.

Первичные конидии ланцетовидные, суживающиеся к основанию, у основания слегка закругленные или усеченные, 42—51×11—14 μ (рис. 41), вторичные — цилиндрические, закругленные или усеченные, 40—57×14—16 μ.

Рис. 41. *Leveillula elaeagnacearum* Golov. Первичные конидии.

Клейстокарпии многочисленные, погруженные в сплетение грибницы, шаровидные, темнокоричневые, почти черные, 130—211 μ в диаметре (по Ячевскому 115—125 μ). Придатки хорошо развитые, извилистые, иногда коленчатые, ломкие, многократно древовидно ветвящиеся, у основания слабо окрашенные, к концам бесцветные. Сумки многочисленные, эллипсоидальные или широко эллипсоидальные, редко цилиндрические, с перехватом в верхней части, 76—95×28—41 μ, на хорошо выраженной, иногда удлиняющейся ножке (по Ячевскому 20×28 μ).

Спор числом по 2 в сумке, реже по 1, яйцевидные, 30—37×15—18 μ (по Ячевскому 28×17 μ).

На *Elaeagnus angustifolia* L. — Узбекистан: окр. Ташкента, Хавастский район, сел. Чаканд, Катта-Курган Самаркандской обл., Ферганская обл., отроги Гиссарского хребта.

Ячевский указывает распространение формы только в Средней Азии.

Бабаян (1949) описывает для Армении новую форму — *L. taurica* Arn. f. *elaeagni angustifolii* на *Elaeagnus angustifolia* L.

Приводимый Бабаяном диагноз полностью совпадает с приведенным выше для среднеазиатских образцов, включая сюда и питающие растения.

Guttiferae — Hypericum

28. **Leveillula guttiferarum** Golov.

Syn.: *Leveillula taurica* Arn. f. *hyperici* Jacz. Ячевский, Мучн.-росян. гр. (1927) 409.

Грибница плотная, войлочная, образующая сплошной налет на листьях.

Первичные конидии ланцетовидные, с закругленным основанием, 40—59×9—16 μ, вторичные — цилиндрические, закругленные с обеих сторон и незначительно суженные у самого основания, 39—57×12—19 μ.

Клейстокарпии немногочисленные, погруженные в грибницу, 162—194 μ в диаметре. Придатки ломкие, плохо сохраняющиеся, бородавчатые, вильчато разветвленные, бесцветные. Сумки многочисленные, цилиндрические, эллипсоидально-цилиндрические, реже широко эллипсоидальные или неравнобокие, со слабо заметным перехватом в верхней части или без него, 78—88×26—35 μ, на ясно выраженной ножке.

Споры в сумке числом по 2, эллипсоидальные или удлиненно-эллипсоидальные, 31—35×15—19 μ.

На *Hypericum scabrum* L. — Казахстан: Зап. Тянь-Шань, горы Каржан-Тау. На *Hypericum* sp. — Южн. Казахстан: Чимган.

Linaceae — Linum

29. **Leveillula linacearum** Golov.

Грибница вначале грубо паутинистая, затем войлочная, в виде отдельных пятен, часто сливающихся, на листьях, стеблях и коробочках.

Первичные конидии ланцетовидные, кверху заостренные, 47—62× ×12—18 μ, вторичные — расширенные постепенно кверху, 47—66× ×12—20 μ.

Клейстокарпии сверху сильно вдавленные, немногочисленные, 110—220 μ в диаметре, темнокоричневые, с мелкими тонкостенными неправильными, плохо различимыми клетками перидия. Придатки многочисленные, густо переплетающиеся, бесцветные, тонкие, извилистые. Сумки эллипсоидальные или продолговато-эллипсоидальные, в верхней части перехваченные, иногда с усеченной вершиной, на хорошо выраженной ножке, 65—105×28—34 μ, числом 10—16 в клейстокарпии.

Споры по 2 в сумке, эллипсоидальные, 28—34×11—17 μ.

На *Linum usitatissimum* L. — Узбекистан: Тарнау близ Ташкента (Среднеазиатская станция ВИР). Совместно с *Erysiphe cichoracearum* DC. f. *lini* Jacz. — Киргизия: Таласская обл., Фрунзенская обл.

Pedaliaceae — Sesamum

30. **Leveillula pedaliacearum** Golov.

Syn.: *Leveillula taurica* Arn. f. *sesami* Golov. Головин, Болезни южных масличных культур, Тр. Среднеазиатск. Гос. унив. сер. VIII, 35 (1937) 45.

Грибница на нижней поверхности листьев образует белые, угловатые плотные пятна, располагающиеся в углах между крупными жилками или разбросанные по листу, ограниченные мелкими ответвлениями листовых жилок. Вначале налет белый, с очень слабым голубоватым оттенком, к концу сезона приобретает сероватый оттенок за счет клейстокарпиев (рис. 42).

Первичные конидии ланцетовидные, на длинных конидиеносцах, 28—58×9—23 μ, в среднем 52.1×15.5 μ. Отношение длины к ширине 1.9—6.5, в среднем 3.4. Вершины кривой по длине конидий 49—54—56 μ по ширине 17 μ (из 200 промеров) (рис. 43). Вторичные конидии удлиненно-бочонкообразные, 32—35×11—14 μ.

Клейстокарпии сверху вниз несколько сплющенные, 175 μ в диаметре. Сумок много, 53—60×28—32 μ, на хорошо выраженной ножке.

Споры числом по 2 в сумке, 23—28×10—13 μ.

Форма на кунжуте заметно угнетает растения и является вредоносной.

На *Sesamum indicum* L. (*S. orientale*). — Узбекистан: Тарнау близ Ташкента (Среднеазиатская станция ВИР), Ферганская обл.

Plantaginaceae — Plantago

31. Leveillula plantaginis Golov.

Грибница рыхло войлочная, белая на обеих сторонах листа. На листьях, особенно на верхней их стороне, образуются резко выраженные темнобурые или буро-фиолетовые пятна, соответствующие расположению и разрастанию мицелия.

Рис. 42. *Leveillula pedaliacearum* Golov. на листьях кунжута.

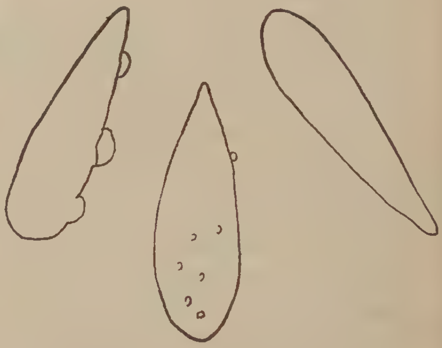


Рис. 43. *Leveillula pedaliacearum* Golov. Первичные конидии.

Конидии очень редко встречающиеся, ланцетовидные, на вершине заостренные и у основания усеченные, 35×15 μ.

Клейстокарпии немногочисленные, преимущественно на нижней стороне листа, сверху резко вдавленные, погруженные в сплетение мицелия, темнокоричневые, 150—180 μ в диаметре. Придатки многочисленные, простые, тонкие, густо переплетающиеся с грибницей. Сумки эллипсоидальные, грушевидные или булавовидные, иногда неправильные от взаимного давления, 70—90×25—30 μ, на хорошо выраженных ножках.

Споры числом по 2 в сумке, эллипсоидальные, бесцветные или слегка желтовато-коричневые, 30—33×15—16 μ.

На *Plantago lanceolata* L. — Киргизия: Базар-Курганский район, Арсланбоб.

Образование более или менее заметных пятен на листьях при паразитировании мучнисто-росяных грибов довольно редко. Среди видов и форм *Leveillula* здесь следует отметить формы на *Solanum tuberosum*, *Sesamum orientale*, *Hibiscus cannabinus*, *Phaseolus aureus* и некоторые другие, находящиеся, видимо, в стадии становления. К числу таких форм принадлежит и описанная форма на *Plantago lanceolata*, на листьях кото-

рых эти пятна в виде участков видоизмененных тканей заметны очень хорошо. Описываемая здесь форма интересна и по наличию окрашенных аскоспор.

Plumbaginaceae

32. **Leveillula plumbaginacearum** Golov.

Syn.: *Leveillula taurica* Arn. l. c.

Налет вторичной грибницы плотный, войлочный, на обеих сторонах листа.

Первичные конидии ланцетовидные, постепенно суживающиеся к вершине и затем резко утончающиеся близ вершины, у основания закругленные или слегка оттянутые в небольшую ножку, 37—66×13—17 μ, в среднем 50×15 μ. Вторичные конидии эллипсоидальные, несколько вытянутые, иногда почти цилиндрические или к вершине расширяющиеся, иногда в середине постепенно суживающиеся, с обоих концов закругленные, не отличающиеся от первичных по величине.

Клейстокарпии погруженные в сплетение грибницы, 200—260 μ в диаметре. Придатки в большом числе, переплетающиеся с грибницей и между собой, до 150 μ длиной, извилистые, неправильно разветвленные преимущественно на концах. Сумки 80—105×26—40 μ, в массе коричневатые.

Споры слегка коричневые, 28—38×15—20 μ.

На растениях сем. *Plumbaginaceae.*

Plumbaginaceae — Plumbago

1) f. **plumbaginis** (Jacz.).

Syn.: *Leveillula taurica* Arn. f. *plumbaginis* Jacz. Ячевский, Мучн.-росян. гр. (1927) 415.

Грибница в виде плотного войлочного налета на обеих сторонах листьев, со сплошным их покрытием.

Первичные конидии ланцетовидные или продолговато-ланцетовидные, постепенно суживающиеся к вершине и затем близ вершины резко утончающиеся, у основания закругленные или слегка вытянутые в небольшую ножку, 37—66×13—17 μ, в среднем 50×15 μ. Вторичные конидии продолговато-эллипсоидальные или почти цилиндрические, к вершине часто слегка расширяющиеся и с обеих сторон закругленные, иногда по середине постепенно суженные, таких же размеров, как и первичные.

Клейстокарпии темные, почти черные, погруженные в сплетение поверхностной грибницы, 200—260 μ в диаметре, с неясной структурой оболочки. Придатки многочисленные, густо переплетающиеся друг с другом и с грибницей, извилистые или коленчатые, неправильно и слабо разветвленные преимущественно на концах, почти равной толщины по всей длине (5 μ) и только у концов суживающиеся, коричневые у основания. Сумки продолговато-эллипсоидальные, прямые или изогнутые, 80—105×26—40 μ, в массе бледнокоричневые.

Споры числом по 2 в сумке, слегка коричневые, эллипсоидальные или яйцевидные, 28—38×15—20 μ.

На листьях *Plumbago europaea* L. — Армения: Ереванская обл.

Plumbaginaceae — Statice

2) f. **statices** (Jacz.).

Syn.: *Leveillula taurica* Arn. f. *statices* Jacz. Ячевский, Мучн.-росян. гр. (1927) 416.

Ячевский отмечает на листьях *Statice Gmelini* Willd. — Томская обл. На *Statice sareptiana* Beck. — Саратовская обл.

Образцов не видел. Обычно на видах *Statice* развивается *Erysiphe communis* Grév., уверенности в наличии *Leveillula* на растениях *Statice* нет, тем более по сборам из Томской обл.

Polemoniaceae — Phlox

33. **Leveillula polemoniacearum** Golov.

1) f. **phlogis** Golov. f. nov.

Конидиальная стадия. Конидиеносцы выходящие пучками из устьиц, цилиндрические, 4-клетные, 100—200 μ длиной и 4.5—5.5 μ толщиной.

Первичные конидии ланцетовидные или коротко булавовидные, к вершине суживающиеся и на вершине заостренные, 35.5—66.5×12—23 μ, вторичные — продолговато-эллипсоидальные, кверху расширяющиеся, реже эллипсоидальные или почти цилиндрические, на обоих концах закругленные, таких же размеров, как и первичные, часто крупно бородавчатые, как и первичные конидии (пектиновые вещества в оболочке) (рис. 44).

На листьях *Phlox* sp. cult.— Южн. Киргизия: Базар-Курганский район, Арсланбоб.

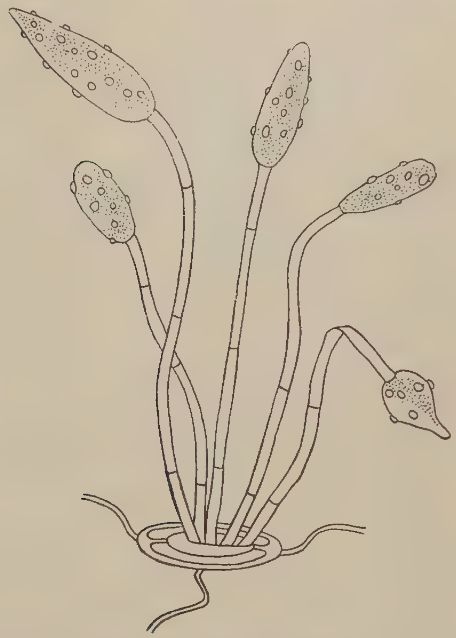


Рис. 44. *Leveillula polemoniacearum* Golov. f. *phlogis* Golov. Конидиеносцы с первичными и вторичными конидиями.

Polygonaceae

34. **Leveillula polygonacearum** Golov.

1) f. **calligoni** (Jacz.).

Syn.: *Leveillula taurica* Arn. f. *calligoni* Jacz. Ячевский, Мучн.-росян. гр. (1927) 416.

Грибница обильная, войлочная.

Конидии удлиненно-цилиндрические, 32—39×11—12 μ (по Ячевскому).

Клейстокарпии в очень большом количестве, 160—210 μ в диаметре. Придатки многочисленные. Сумки коротко цилиндрические, 90—98×20—30 μ, с длинной ножкой.

Споры по 2 в сумке, 28—39×14—22 μ.

На *Calligonum* sp. — Казахстан: р. Сыр-Дарья (по сообщению Б. Кравцова).

Форма известна, по сообщению Шембель (1926 г.), на *C. aphyllum* (Pall.) B. Fedtsch. из Астраханской обл. (б. Харабилинский район).

Rutaceae — Haplophyllum (Ruta)

35. **Leveillula rutacearum** Golov.

1) f. **rutae** (Jacz.).

Syn.: *Oidium haplophylli* Magnus, Verh. Zool.-Bot. Gesellsch. Wien, 50 (1900) 444. — *Ovulariopsis haplophylli* Traverso, Atti Acad. Scient.

Veneto-Trentino-Istriana, VI (1913) 1. — *Leveillula taurica* Arn. f. *rutae* Jacz. Ячевский, Мучн.-росян. гр. (1927) 417.

Грибница плотная, войлочная, вначале в виде отдельных пятен различной формы и величины, затем сливающихся и образующих сплошной тонкий войлочный налет, покрывающий верхнюю и нижнюю поверхности листовой пластинки. Иногда грибница образует приподнимающийся ватообразный налет в виде отдельных пятен — вторичного характера.

Первичные конидии ланцетовидные, усеченные и иногда несколько суженные к основанию, 34—63×8—28 μ, в среднем 49.1×14.2 μ. Отношение длины к ширине 2.2—6.0, в среднем 3.1. Вершины кривой по длине конидий 47.25 μ, по ширине — 13.5 μ (из 200 промеров) (рис. 45). Вторичные конидии цилиндрические, усеченные на обоих концах или кверху расширяющиеся и закругленные на вершине.

Ячевский, не характеризуя конидий, указывает размеры 34×14 μ.

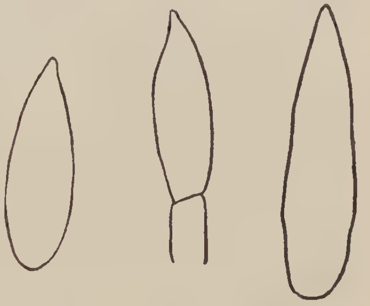


Рис. 45. *Leveillula rutacearum* Golov. f. *rutae* (Jacz.). Первичные конидии.

Клейстокарпии многочисленные, шаровидные, погруженные в сплетение грибницы, иногда свободные, вследствие разрушения грибницы, темнокоричневые, почти черные, 138—211 μ в диаметре (по Ячевскому 150—190 μ). Придатки хорошо развитые, многочисленные, извилистые, ветвящиеся, бесцветные. Сумки многочисленные, цилиндрические, эллипсоидально-цилиндрические или неравнобокие, со слабо выраженным перехватом в верхней части или без него, 74—81×24—27 μ, на хорошо развитой, иногда сильно удлиненной ножке (по Ячевскому 58—70×24 μ).

Споры эллипсоидальные, 18—37×11—20 μ.

На *Hapl. latifolium* (Kar. et Kir.) B. Fedtsch. (*Ruta latifolia* Kar. et Kir.). — Южн. Киргизия: Базар-Курганский район, Арсланбоб. На *Haplophyllum hirsutum* (Rg. et Schm.) B. Fedtsch. (*Ruta hirsuta* Rg. et Schm.). — Туркменистан: Копет-Даг. На *Haplophyllum pedicellatum* (Bge) B. Fedtsch. (*Ruta pedicellata* Bge). — Узбекистан: Голодная Степь, Пахта-Арал. На *Haplophyllum* sp. — Узбекистан: Хавастский район, Фергана, горы Бабатаг, Наманганский район, Ташкент; южн. Казахстан: горы Каржан-Тау, Ак-Таш, Чимган. На *Haplophyllum Sieversii* (Fisch.) B. Fedtsch. (*Ruta Sieversii* Fisch.). — Горный Зеравшан, б. Закаспийская обл. (по Ячевскому); Киргизия: Узгенский район, Фрунзенская обл., Карабалты.

Ячевский указывает распространение формы на *Ruta Sieversii* (Fisch.) B. Fedtsch. и *Ruta* sp. в Иране и на *Ruta Buxbaumii* Poir. (только конидии) в пределах Советского Союза только в Средней Азии, а также в Палестине.

Scrophulariaceae

36. **Leveillula scrophulariacearum** Golov.

Syn.: *Leveillula taurica* Arn. l. c.

Первичные конидии ланцетовидные, 34—67 μ длиной и 9—20 μ шириной, в среднем 52×14 μ. Отношение длины конидий к их ширине 2.2—5.0, в среднем 3.4.

Клейстокарпии 98—202 μ в диаметре. Придатки хорошо развитые, разветвленные, иногда ломкие и несохраняющиеся. Сумки многочисленные, двуспоровые.

Scrophulariaceae — Dodartia

1) f. **dodartiae** (Jacz.).

Syn.: *Leveillula taurica* Arn. f. *dodartiae* Jacz. Ячевский, Мучн.-росян. гр. (1927) 417.

Грибница плотная, войлочная, в виде сплошного налета на листьях и стеблях.

Первичные конидии ланцетовидные, книзу постепенно расширяющиеся, закругленные у основания, вторичные — бородавчатые, цилиндрические, редко вздувающиеся у закругленной вершины, у основания усеченные, реже закругленные, 43—54×13—18 μ.

Клейстокарпии многочисленные, разбросанные, погруженные в плотное сплетение грибницы, шаровидные, темнокоричневые, 120—203 μ в диаметре (по Ячевскому 156—170 μ). Придатки не сохраняющиеся. Сумки многочисленные, цилиндрические, эллипсоидально-цилиндрические или неравнобокие, с ясно выраженным перехватом в верхней части, 80—88×24—32 μ, на хорошо выраженной, иногда тонкой, удлиняющейся ножке (по Ячевскому 70—80×28—35 μ).

Споры числом по 2 в сумке, эллипсоидальные, реже удлиненно-эллипсоидальные, 20—32×12—15 μ (по Ячевскому 20×14 μ).

На *Dodartia orientalis* L. — Узбекистан: Тарнау близ Ташкента (Среднеазиатская станция ВИР), Боз-Су, Хавастский район, у сел. Чаканд, Ташкент (Бот. сад), Нуратинский район, сел. Дебалян; Киргизия: Арсланбоб, Ош, р. Ак-Бура, Фрунзенская обл., Нижне-Чуйский совхоз; Казахстан: Бастандыкский район, горы Каржан-Тау, Ак-Таш, р. Или (по Запрометову); юго-вост. Прибалхашье; Азербайджан: Ганджа.

Ячевский указывает распространение формы в Астраханской обл., Саратовской обл., б. Туркестане, б. Семиреченской обл.

Scrophulariaceae — Leptorhabdos

2) f. **leptorhabdi** Golov. f. nov.

Грибница плотная, войлочная, образующая сплошной налет на листьях.

Первичные конидии ланцетовидные, 34—65×9—20 μ, в среднем 52.7×14.7 μ. Отношение длины к ширине 2.2—5.0, в среднем 3.4. Вершины кривой по длине 47.25—54.0 μ, по ширине — 13.5 μ (из 200 промеров). Вторичные конидии цилиндрические, с заостренной вершиной и суженным основанием или у основания усеченные, 40—68×12—16 μ.

Клейстокарпии равномерно разбросанные, погруженные в сплетение грибницы, сверху сильно вдавленные, темнокоричневые, 130—195 μ в диаметре. Придатки хорошо развитые, многочисленные, извилистые, узловатые, иногда коленчатые, древовидно разветвленные, бесцветные. Сумки многочисленные, эллипсоидальные, реже цилиндрические, иногда неравнобокие, с перехватом или без него в верхней части, 67—90×30—34 μ, на короткой ножке.

Споры числом по 2 в сумке, эллипсоидальные или удлиненно-эллипсоидальные, 30—32×14—19 μ.

На *Leptorhabdos parviflora* Benth. — Таджикистан: Памир близ Хорога.

Scrophulariaceae — Linaria

3) f. **linariae** (Jacz.).

Syn.: *Leveillula taurica* Arn. f. *linariae* Jacz. Ячевский, Мучн.-росян. гр. (1927) 418.

Грибница в виде рыхло войлочного налета на листьях.

Первичные конидии ланцетовидные, иногда до копьевидных, у основания усеченные, редко встречающиеся в относительно поздних сборах, вторичные — бородавчатые, цилиндрические, вздувающиеся к вершине, на вершине закругленные и у основания усеченные, иногда слегка изогнутые, 43—55×12—15 μ.

Клейстокарпии редко разбросанные, погруженные в сплетение грибницы, сверху сильно вдавленные, темнокоричневые, 97—203 μ в диаметре. Придатки многочисленные, хорошо развитые, бородавчатые, простые, редко разветвленные, узловатые, окрашенные. Сумки многочисленные, цилиндрические, суживающиеся к основанию, неравнобокие, редко эллипсоидально-цилиндрические, без перехвата в верхней части, 69—109×26—30 μ, на хорошо выраженной, иногда удлиняющейся ножке.

Споры числом по 2 в сумке, эллипсоидальные, 26—31×14—15 μ.

На *Linaria odora* (M. B.) Chav. — Узбекистан; Ферганская обл. На *Linaria* sp. — Южн. Киргизия: Арсланбоб: южн. Казахстан: Бастандыкский район, горы Каржан-Тау, Ак-Таш.

Ячевский указывает распространение формы в пределах Советского Союза в Ферганской обл. на *Linaria odora* (M. B.) Chav., а также в Югославии.

Scrophulariaceae — Mimulus

4) f. **mimuli** (Ell. et Langl.).

Syn.: *Oidium obductum* Ell. et Langl. f. *mimuli* Ell. et Langl. По: Salmon, Ann. of Bot. XX (1906) 187—189.

Только в конидиальной стадии Сальмон (Salmon, 1906) отмечает на образцах, присланных ему проф. Ундервудом из гербария Колумбийского университета на *Mimulus glutinosus* Bark. и заэтикетированном *Oidium obductum* Ell. et Langl. f. *mimuli* Ell. et Langl (Калифорния) наличие эндофитного мицелия и разветвленных конидиеносцев, выходящих через устьица. При просмотре конидий эти последние несколько отличались от наиболее обычных, характерных для *Erysiphe taurica*, будучи тонкими, удлиненными или цилиндрическими или более или менее угловатыми по контуру.

Эти различия в форме конидий и тот факт, что *Oidiopsis taurica* до этого времени не был найден в Америке, дали основание Сальмону полагать, что это новый вид *Oidiopsis*, эндемичный для Америки и отличный от видов Старого Света. Проверка затем материала *O. taurica* на многих растениях из Европы и Африки позволили Сальмону обнаружить конидии такого же типа в 3 случаях — на *Daucus maximus* из Греции, на *Chondrilla juncea* из Венгрии и *Foeniculum vulgare* из Алжира. Во всех этих случаях имелись налицо помимо конидий и клейстокарпии, что дало уверенность Сальмону отнести гриб на *Mimulus glutinosus* к ранее описанному виду *Oidiopsis taurica*.

На *Mimulus glutinosus* Born. — Калифорния (по Сальмону).

Образцов не видел.

Судя по некоторым данным Сальмона, сравнивавшего образцы из Калифорнии на *Mimulus glutinosus* с другими образцами, можно пред-

положить, что эта форма ближе стоит к *Leveillua lanuginosa* (Fck.) (стр. 215). Однако уверенности в этом у нас нет, так как Сальмон дал описание конидий, не отличая первичных от вторичных. Между тем для других форм на *Scrophulariaceae* характерна вариабильность вторичных конидий, часто до цилиндрических или даже угловатых по контуру, в то время как первичные конидии на прочих *Scrophulariaceae* отличны от конидий, характерных для *Leveillula lanuginosa.*

Рис. 46. *Leveillula solanacearum* Golov. f. *solani* Golov. Первичные конидии.

Solanaceae

37. **Leveillula solanacearum** Golov.

Грибница паутинистая или впоследствии войлочная.

Клейстокарпии 160—210 μ в диаметре. Сумки 58—64×23—30 μ, на хорошо выраженных ножках.

Первичные конидии ланцетовидные, у самого основания суженные и затем усеченные, с образованием очень короткой ножки, вторичные — эллипсоидальные или цилиндрические, с закругленной вершиной и усеченным основанием, примерно такой же величины, как и первичные.

Solanaceae — Capsicum

1) f. **capsici** (Berger).

На *Solanum capsicum* L. — В Испании (Berger, 1938).

Solanaceae — Lycopersicum

2) f. **lycopersici** (Berger).

На *Lycopersicum esculentum* L. — В Испании (Berger, 1938).

Solanaceae — Solanum

3) f. **melongenae** (Berger).

На *Solanum melongena* L. — В Испании (Berger, 1938).

Имеющиеся в литературе указания на обнаружение в Средней Азии этой формы на листьях баклажан (Запрометов, 1928) основаны, видимо, на недоразумении. Мы имели в своем распоряжении образец с «формой» *Leveillula taurica* Arn. на листьях баклажан. Внимательное изучение этого образца позволило установить наличие в этом случае ошибки в определении питающего растения — образец оказался листом кунжута (*Sesamum indicum* L.) с мучнистой росой — *L. pedaliacearum* Golov. f. *sesami* Golov.

Solanaceae — Solanum

4) f. **solani** Golov.

Грибница бородавчатая, слабо развитая, в виде паутинистого, реже войлочного налета, сначала снизу, затем и сверху листа.

Первичные конидии ланцетовидные, суженные у самого основания и у основания усеченные, 41.85—60.75×8.1—16.2 μ (рис. 46). Вторичные конидии цилиндрические, с закругленной вершиной и усеченным основанием, 47.25—63.45×13.5—16.2 μ.

Клейстокарпии коричневые, 160—210 μ в диаметре. Придатки не сохраняющиеся. Сумки многочисленные, цилиндрические, часто к основанию суживающиеся и изогнутые, реже неравнобокие или эллипсоидальные, иногда со слабо заметным перехватом в верхней части, чаще без него, 58.5—64.25×23.4—29.75 μ, на хорошо выраженной, удлиненной ножке, незрелые.

На *Solanum tuberosum* L. — Узбекистан: Тарнау, близ Ташкента; Таджикистан: Зап. Памир, Хорог, р. Гунт.

В последние годы форма отмечена в Закавказье (Д. Тетеревникова-Бабаян и А. Бабаян) и в Палестине (Chorin, 1946).

Umbelliferae

38. **Leveillula umbelliferarum** Golov.

Syn.: *Leveillula taurica* Arn. l. c.

Грибница плотная, войлочная, обычно в виде отдельных неправильных пятен.

Первичные конидии 30—67 μ длиной и 7—19 μ толщиной, в среднем 44×13 μ. Отношение длины конидий к их ширине 2.3—5.2, в среднем у разных форм от 3.6 до 3.9.

Клейстокарпии 129—226 μ в диаметре, с хорошо развитыми ветвистыми придатками.

Umbelliferae — Anethum

1) f. **anethi** Golov. f. nov.

Грибница плотная, войлочная, в виде сплошного налета на листьях и отдельных пятен на стеблях.

Первичные конидии ланцетовидные, с закругленным основанием, реже усеченные и резко суженные у основания, 44—57×11—20 μ, вторичные — цилиндрические, с закругленной вершиной и усеченным основанием, реже у основания также закругленные, 44—66×11—16 μ.

Клейстокарпии многочисленные, густо сидящие, погруженные в сплетение мицелия, шаровидные, реже более или менее сдавленные сверху вниз, вдавленные сверху, темнокоричневые, почти черные, 138—219 μ в диаметре. Придатки хорошо развитые, многочисленные, бородавчатые, ветвящиеся, иногда у основания окрашенные, к концам бесцветные. Сумки многочисленные, цилиндрические, реже неравнобокие, со слабо заметным перехватом в верхней части, чаще без него, 61—89×20—31 μ, на хорошо выраженной, иногда удлиненной ножке.

Споры в сумке числом по 2, эллипсоидальные, 26—30×13—14 μ.

На *Anethum graveolens* L. — Узбекистан: Наманганский район, Пахталык-Куль; южн. Киргизия: Арсланбоб.

Umbelliferae — Anisum

2) f. **anisi** Golov. f. nov.

Грибница бородавчатая, в виде отдельных плотных войлочных пятен, разрушающаяся на стеблях.

Первичные конидии ланцетовидные, с несколько суженным и закругленным основанием, 41—64×8—15 μ, вторичные — цилиндрические, с закругленными вершиной и основанием, иногда с усеченным основанием или расширяющиеся к вершине, 42—51×12—16 μ.

Клейстокарпии тесно скученные, погруженные в сплетение грибницы или сидящие свободно, шаровидные или сдавленные сверху вниз, вдавленные сверху, темнокоричневые, почти черные, 154—227 μ в диаметре. Придатки хорошо развитые, многочисленные, извилистые, боро-

давчатые, древовидно разветвленные, у основания окрашенные, к концам бесцветные, иногда рудиментарные. Сумки многочисленные, цилиндрические, эллипсоидальные, редко широко эллипсоидальные, с хорошо заметным перехватом в верхней части, 68—103×24—35 μ, на хорошо выраженной, часто длинной (до 31 μ) ножке.

Споры числом по 2 в сумке, эллипсоидальные, 26—34×15—18 μ.

На *Pimpinella anisum* L. (= *Anisum vulgare* Gaertn.) — Узбекистан: Тарнау близ Ташкента (Среднеазиатская станция ВИР).

Umbelliferae — Archangelica

3) f. **archangelicae** Golov. f. nov.

Грибница густо бородавчатая, плотная, войлочная, вначале в виде отдельных пятен, затем сливающихся и образующих сплошной налет на листьях, исчезающая.

Первичные конидии ланцетовидные, с притупленной вершиной, в середине несколько сдавленные, с закругленными углами у основания, 41—65×15—26 μ, вторичные — цилиндрические, с закругленной вершиной и усеченным основанием, часто в середине несколько сдавленные, иногда у основания также закругленные, 43—59×14—18 μ.

Клейстокарпии многочисленные, разбросанные, погруженные в сплетение мицелия или лежащие свободно, сверху вдавленные, 130—203 μ в диаметре. Придатки хорошо развитые, многочисленные, крупно бородавчатые, на концах разветвленные, слегка извилистые, коленчатые, у основания темнокоричневые, к концам светлеющие. Сумки многочисленные, цилиндрические, неравнобокие, редко эллипсоидальные или широко эллипсоидальные, с ясно выраженным перехватом в верхней части, 77—84×26—41 μ, на длинной, хорошо выраженной ножке.

Споры в сумке числом по 2, удлиненно-эллипсоидальные, реже эллипсоидальные, 32—37×15—18 μ.

На *Archangelica decurrens* Led. — Таджикистан: Памир, сел. Куляб, по р. Шах-Дара, сел. Имц, на р. Бартанг. На *Ar.* sp. — Таджикистан: Памир, по р. Бартанг.

Umbelliferae — Daucus

4) f. **dauci** Golov. f. nov.

Грибница войлочная, в виде отдельных пятен различной формы и величины, на обеих сторонах листовой пластинки.

Первичные конидии ланцетовидные, у основания закругленные, 30—62×7—18 μ, в среднем 44.1×13.7 μ. Отношение длины к ширине 2.3—5.1, в среднем 3.6. Вершины кривой по длине конидий 48.6—51.3 μ, по ширине — 13.5 μ (из 200 промеров). Вторичные конидии цилиндрические, иногда расширяющиеся к вершине, закругленные, реже усеченные у основания, на вершине закругленные, 43—55×12—14 μ.

На *Daucus carota* L. — Узбекистан: Пахталык-Куль, близ Намангана. На *D. maximus* Desf. — Из Греции известна *Leveillula taurica* Arn. f. *dauci* Jacz. (см.: Ячевский, 1927, стр. 419). Впервые эта форма была описана Фукелем в 1871 г., как *Erysiphe lanuginosa*, по сборам в Греции в 1869 г.

Сравнение оригинального материала, разосланного в эксиккатах Рабенхорста (Rabenhorst, Fungi europaei № 1520), с образцом на *Daucus carota* из Средней Азии показало, что на разных видах *Daucus* мы имеем дело с достаточно различными видами *Leveillula* (см. стр. 215).

Описываемая здесь форма на *Daucus carota* сходна во всех своих признаках с прочими формами, описанными на различных растениях

из семейства зонтичных и несомненно входит в круг форм *Leveillula umbelliferarum*. Форма на *Daucus maximus* (*Erysiphe lanuginosa* Fuck.) отличается от прочих форм на *Umbelliferae* и стоит особняком, не входя, таким образом, в круг форм *Leveillula umbelliferarum*.

Ясные отличия можно усмотреть прежде всего в форме конидий. На *Daucus maximus* конидии цилиндрические, с ясно выраженными поясками вблизи обоих концов. Так как не всегда уверенно можно сказать, где верхний и где нижний конец конидий (см. стр. 205), первичные и вторичные конидии с трудом отличимы.

Umbelliferae — Elaeoselinum

5) f. **elaeoselini** (Jacz.).

Syn.: *Leveillula taurica* Arn. f. *elaeoselini* Jacz. Ячевский, Мучн.-росян. гр. (1927) 419.

На листьях *Elaeoselinum lagascae* Boiss. — в Средиземноморской обл. (по Сальмону и Ячевскому).

Umbelliferae — Eryngium

6) f. **eryngii** (Jacz.).

Syn.: *Leveillula taurica* Arn. f. *eryngii* Jacz. Ячевский, Мучн.-росян. гр. (1927) 419.

Налет, образованный конидиальным плодоношением и грибницей, мучнистый, затем уплотняющийся в рыхлое сплетение, в виде отдельных пятен на обеих сторонах листа или войлочный, покрывающий листья с обеих сторон.

Первичные конидии ланцетовидные, до копьевидных, с закругленным или усеченным основанием, 37—68×9—20 μ, в среднем 52.6×13.5 μ. Отношение длины к ширине 2.7—6.2, в среднем 3.9. Вершины кривой по длине конидий 53.58—56.4 μ, по ширине — 14.1 μ (из 200 промеров). Вторичные конидии цилиндрические, иногда к вершине расширяющиеся, с усеченным, реже закругленным основанием и закругленной вершиной.

На *Eryngium Biebersteinianum* Nevski (*E. coeruleum* M. B.). — Казахстан: Зап. Тянь-Шань, Ак-Таш; Туркменистан: окр. Ашхабада, Багир, Копет-Даг; Таджикистан: Зеравшанский хребет; горная Бухара (по Комарову). На *Eryngium* sp. — Узбекистан: Хавастский район, сел. Чаканд.

Ячевский указывает распространение формы в пределах Советского Союза на *E. Biebersteinianum* Nevski (*E. coeruleum* M. B.) в горной Бухаре, б. Закаспийской обл., а также в Иране и Малой Азии (на *E. campestre* L., *E. noeanum* Boiss.).

Umbelliferae — Heracleum

7) f. **heraclei** Golov. f. **nov.**

Грибница обильная, плотная, войлочная или ватообразно приподнимающаяся, покрывающая сплошным налетом обе стороны листовой пластинки, разрушающаяся.

Первичные конидии ланцетовидные, суженные у самого основания, со слегка закругленным или усеченным основанием, 43—57×14—19 μ, вторичные — цилиндрические, постепенно расширяющиеся к вершине, у основания усеченные, реже закругленные, на вершине закругленные, 39—51×14—15 μ.

Клейстокарпии многочисленные, густо разбросанные, свободно лежащие или погруженные в сплетение грибницы, 138—227 μ в диаметре. Придатки хорошо развитые, многочисленные, отходящие от нижней

части клейстокарпия, извилистые, ветвящиеся, иногда рудиментарные, коричневые, светло окрашенные или бесцветные. Сумки многочисленные, цилиндрические, иногда со вздутым основанием или изогнутые, эллипсоидальные или неравнобокие, с перехватом в верхней части, 70—72×27—34 μ, на хорошо выраженной короткой толстой или довольно длинной тонкой ножке.

На *Heracleum* sp. — Таджикистан: Памир, по р. Бартанг, сел. Нисур. На *H. Olgae* Reg. et Schm. — Киргизия: Чаткальский хребет.

Umbelliferae — Prangos

8) f. **prangotis** Golov. f. nov.

Грибница бородавчатая, плотная, войлочная, образующая сплошной налет на листьях.

Первичные конидии удлиненно-ланцетовидные, со слегка закругленным или усеченным основанием, 49—56×12—16 μ, вторичные — цилиндрические, закругленные с обоих концов или у основания усеченные, сдавленные в середине, 49—53×14—16 μ.

Клейстокарпии разбросанные, погруженные в сплетение мицелия, сверху вдавленные, коричневые, 138—227 μ в диаметре. Придатки хорошо развитые, многочисленные, бородавчатые, ветвящиеся, бесцветные. Сумки многочисленные, цилиндрические, иногда суженные к основанию, эллипсоидально-цилиндрические, реже эллипсоидальные или неравнобокие, с ясно выраженным перехватом в верхней части, 66—97×27—38 μ, на хорошо выраженной, часто тонкой и длинной ножке.

Споры числом по 2 в сумке, удлиненно-эллипсоидальные, реже эллипсоидальные, 26—36×16—19 μ.

На *Prangos* sp. — Узбекистан: Хавастский район, сел. Чаканд, сел. Хажа-Пскем, предгорья по р. Ангрен, у сел. Аблык; Таджикистан: Памир, сел. Куг-и-Аяль, по р. Пяндж, Хорог.

Umbelliferae — Seseli (Athamantha, Libanotis)

9) f. **seseli** Golov. f. nov.

Грибница бородавчатая, плотная, войлочная, в виде отдельных пятен различной формы и величины, на листьях, стеблях и соцветиях.

Конидии ланцетовидные, у основания с закругленными углами, 35—65×10—17 μ, в среднем 53.07×11.2 μ. Отношение длины к ширине 2.9—5.8, в среднем 4.1. Вершины кривой по длине конидий 46.4 μ, по ширине — 11.6 μ (из 200 промеров).

Клейстокарпии разбросанные, погруженные в сплетение мицелия, сверху вдавленные, сверху вниз сплющенные, у основания плоские или реже неправильные, темнокоричневые, почти черные, 160—210 μ в диаметре. Придатки хорошо развитые, ветвящиеся, иногда штопоровидно закрученные, окрашенные, к концам бесцветные, нередко бородавчатые. Сумки многочисленные, цилиндрические или неравнобокие, с ясно выраженным перехватом в верхней части, 68—88×27—29 μ, на хорошо развитой, длинной ножке.

Споры числом по 2 в сумке, эллипсоидальные, 28—31×14—15 μ.

На *Seseli Lehmannianum* (Bge.) Boiss. (*Libanotis Lehmanniana* Bge.). — Узбекистан: окр. Паркента. На *S. macrophyllum* Reg. et Schn. (*Athamantha macrophylla* Korov.). — Казахстан. окр. Чимгана.

V. Sectio Cylindrospora

Первичные и последовательно возникающие вслед за первичными вторичные конидии цилиндрические или иногда несколько приближающиеся к ланцетовидным при сужении к вершине, всегда без поясковидных утолщений близ концов.

Chenopodiaceae

39. **Leveillula chenopodiacearum** Golov.

Syn.: *Leveillula taurica* Arn. l. c.

Грибница в большинстве случаев хорошо развитая, типичная для рода, обильно покрывающая листья и иногда стебли или реже слабо развитая, маскирующаяся опушением листа.

Конидии цилиндрические или почти цилиндрические, на вершине резко суженные или реже закругленные, 34—78×9—23 μ, в среднем 43—56×16—18 μ. Отношение длины конидий к их ширине в среднем у разных форм от 2.4 до 3.6 μ.

Клейстокарпии сверху резко вдавленные, 120—248 μ в диаметре (реже только 80 μ), с более или менее хорошо развитыми, часто разветвленными или иногда не сохраняющимися придатками. Сумки в большом числе, эллипсоидальные или неравнобокие, иногда более или менее неправильные.

Споры числом по 2 в сумке.

Паразиты на растениях сем. *Chenopodiaceae*.

Вид разбивается на формы по родам питающих растений, биологическая специализация которых экспериментально не проверена.

Chenopodiaceae — Atriplex

1) f. **atriplicis** Pospelov f. nov.

Грибница войлочная, слегка желтоватая, широко простирающаяся, преимущественно на верхней стороне листьев.

Первичные конидии цилиндрические, удлиненно-эллипсоидальные или ланцетовидные, к вершине суживающиеся и на вершине заостренные, у основания усеченные или на вершине закругленные и у основания усеченные или с закругленными концами, 47—65×17—23 μ. Вторичные конидии удлиненно-эллипсоидальные или почти цилиндрические, на вершине закругленные и у основания притупленные, таких же размеров, как и первичные.

Клейстокарпии незрелые.

На *Atriplex tatarica* L. — Киргизия: долина р. Талас.

Chenopodiaceae — Chenopodium

2) f. **chenopodii** (Teich.).

Syn.: *Leveillula taurica* Arn. f. *chenopodii* Teich, Тейх, Тр. Тадж. бот. сада 2 (1932) 29.

Грибница на листьях в виде плотного войлочного налета.

Конидии цилиндрические, на обоих концах закругленные, 38—52×14—19 μ.

Клейстокарпии 133—175 μ в диаметре. Сумки продолговато-яйцевидные, 57—77×26—31.5 μ.

Споры числом по 2 в сумках, 22—28×12—15 μ.

На листьях *Chenopodium anthelminticum* L. — Южн. Таджикистан: окр. Ленинабада.

Chenopodiaceae — Corispermum

3) f. **corispermi** (Lobik).

Syn.: *Erysiphe taurica* Lév. f. *corispermi* Lob. Лобик, Мат. Микролог. фл. плавень р. Кумы 1925 г. (1928) 19.

Грибница на стеблях в виде белого или сероватого тонкого войлочного налета.

Клейстокарпии многочисленные, различной степени зрелости, или шаровидные, или в верхней части вдавленные, 148—197 μ в диаметре, с клетками перидия 6.6—11.5 μ в диаметре. Придатки немногочисленные, бурые, переплетающиеся с грибницей. Сумки в большом числе, 82—95×32.9—39.6 μ, на коротких ножках.

Споры числом по 2 в сумке, 32.9—39.5×17.4—19.8 μ.

На *Corispermum hyssopifolium* L. — Сев. Кавказ, дол. р. Терек.

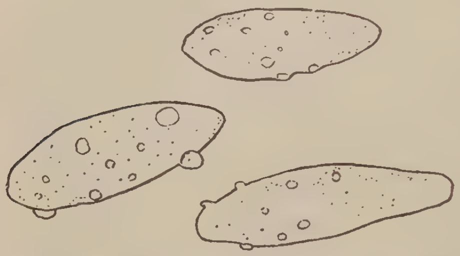


Рис. 47. *Leveillula chenopodiacearum* Golov. f. *eurotiae* (Jacz.). Первичные конидии.

Chenopodiaceae — Eurotia

4) f. **eurotiae** (Jacz.).

Syn.: *Leveillula taurica* Arn. f. *eurotiae* Jacz. Ячевский, Мучн.-росян. гр. (1927) 400.

Грибница буроватая, рыхлая, слабо заметная, маскирующаяся опушением листа, на обеих сторонах листовой пластинки и на стеблях.

Первичные конидии цилиндрические, суживающиеся к вершине и основанию, иногда на вершине закругленные, у основания усеченные, 34—55×11—22 μ, в среднем 45.4—16.8 μ. Отношение длины к ширине 2.05—4.25, в среднем 2.6. Вершины кривой по длине конидий 47.25 μ, по ширине — 16.2 μ (из 200 промеров) (рис. 47). Вторичные конидии цилиндрические, с закругленной вершиной и усеченным основанием, иногда у основания также закругленные, 45—54×15—19 μ.

Клейстокарпии разбросанные, коричневые, 146—243 μ в диаметре, с неясно выраженными клетками перидия. Придатки не сохраняющиеся. Сумки многочисленные, эллипсоидальные или неравнобокие, реже эллипсоидально-цилиндрические, со слабо заметным перехватом в верхней части или без него, 76.95—98.55×32.4—41.85 μ, на хорошо выраженной ножке, иногда тонкой и удлиняющейся.

Споры числом по 2 в сумке, эллипсоидальные, 31.05—33.75×13.5—18.9 μ.

На *Eurotia* sp. [*ceratoides* (L.) C. A. M.]. — Таджикистан: южные склоны Туркестанского хребта близ сел. Мадрушкат; Казахстан: дол. р. Или. На *Eurotia* sp. — Таджикистан: северные склоны Зеравшанского хребта близ сел. Мадрушкат, Молотовской обл., сел. Топрак (конидиальная стадия).

Ячевский указывает распространение формы в б. Карской обл.

Chenopodiaceae — Kochia

5) f. **kochiae** (Jacz.).

Syn.: *Leveillula taurica* Arn. f. *kochiae* Jacz. Ячевский, Мучн.-росян. гр. (1927) 400.

Грибница густо и крупно бородавчатая, плотная, войлочная, образующая сплошной налет на листьях.

Первичные конидии цилиндрические, кверху слегка суживающиеся и закругленные на вершине, у основания усеченные, 36—79×9—23 μ, в среднем 55.8×15.7 μ. Отношение длины к ширине 2.05—5.7, в среднем 3.2. Вершины кривой по длине конидий 51.3—52.65—54.0 μ, по ширине — 16.2 μ (из 200 промеров) (рис. 48). Вторичные конидии эллипсоидальные или почти цилиндрические, с закругленной вершиной и усеченным основанием, 47—57×11—16 μ.

Клейстокарпии разбросанные, погруженные в сплетение грибницы, сверху вдавленные, темнокоричневые, почти черные, 130—227 μ в диаметре, с неясно выраженными клетками перидия. Придатки ломкие, плохо сохраняющиеся, извилистые, ветвящиеся, окрашенные. Сумки многочисленные, цилиндрические, эллипсоидальные, реже неравнобокие, с ясно выраженным перехватом в верхней части, 84—122×27—38 μ, на хорошо выраженной, иногда удлиняющейся ножке.

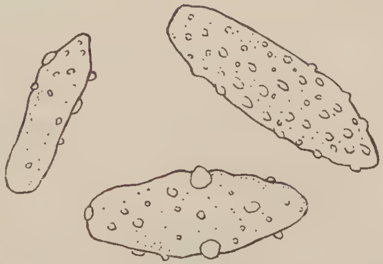


Рис. 48. *Leveillula chenopodiacearum* Golov. f. *kochiae* (Jacz.). Первичные конидии.

Споры числом по 2 в сумке, эллипсоидальные или удлиненно-эллипсоидальные, 31—38×16—19 μ.

На *Kochia prostrata* Schrab. — Узбекистан: Чаткальский хребет, Тарнау близ Ташкента (Среднеазиатская станция ВИР); Киргизия: Фрунзенская обл., Нижне-Чуйский совхоз; б. Семиреченская обл. (по Ячевскому).

Распространение формы известно только в Средней Азии.

Chenopodiaceae — Salsola

6) f. **salsolae** (Jacz.).

Syn.: *Leveillula taurica* Arn. f. *salsolae* Jacz. Ячевский, Мучн.-росян. гр. (1927) 401.

Грибница плотная, войлочная, слегка буреющая, образующая сплошной налет на листьях и стеблях (Ячевский указывает налет только на листьях).

Рис. 49. *Leveillula chenopodiacearum* Golov. f. *salsolae* (Jacz.). Первичные конидии.

Первичные конидии цилиндрические, суживающиеся кверху и с закругленным основанием, 46—66×12—20 μ (рис. 49), вторичные — цилиндрические, с закругленными вершиной и основанием, иногда у основания усеченные, 40—47×12—16 μ (Ячевский, не характеризуя конидий, указывает размеры 35×14 μ).

Клейстокарпии разбросанные, погруженные в плотное сплетение мицелия, шаровидные, коричневые, 178—219 μ в диаметре (Ячевский указывает размеры незрелых клейстокарпиев 160—185 μ). Клетки перидия неясно выражены. Придатки не сохраняющиеся. Сумки многочисленные, эллипсоидально-цилиндрические, реже цилиндрические или неравнобокие, без перехвата в верхней части, 63—84×22—30 μ, на хорошо выраженной, иногда удлиняющейся ножке, незрелые.

На *Salsola* sp. и *S. canescens* Boiss. — Узбекистан: Фергана. На *S. Paletzkiana* Litwinov. — Бухара. На *Salsola* sp., *S. kali* L. — Азербайджан; Нахичеван.

Форма известна только из Средней Азии и Азербайджана.

VI. Sectio Ovospora

Первичные конидии на хорошо сохраняющихся длинных конидиеносцах, лимоновидные, почти яйцевидные, 40—55×18—26 μ, светло буровато-золотистой окраски.

Клейстокарпии 218—235 μ в диаметре.

С одним видом *Leveillula verbasci* (Jacz.), отличающимся от прочих представителей *Leveillula* формой конидий и их окраской.

Scorphulariceae — Verbascum

40. **Leveillula verbasci** (Jacz.).

Syn.: *Leveillula taurica* Arn. f. *verbasci* Jacz. Ячевский, Мучн.-росян. гр. (1927) 418.

Грибница в виде отдельных, слегка буроватых пятен, маскирующихся опушением листа, на нижней и верхней сторонах листовой пластинки.

Первичные конидии яйцевидные, лимоновидные, слегка буровато-золотистой окраски, на хорошо сохраняющихся длинных конидиеносцах, 38—55×18—26 μ (по Ячевскому 35—45×14—21 μ) (рис. 50). Вторичные конидии широко цилиндрические или яйцевидные или обратнояйцевидные, 34—56××20—24 μ.

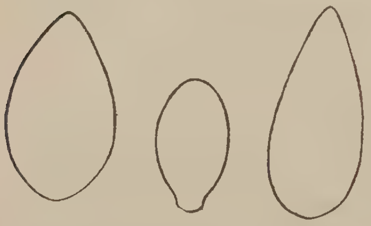


Рис. 50. *Leveillula verbasci* (Jacz.). Первичные конидии.

Клейстокарпии редко разбросанные, погруженные в сплетение грибницы и в опушение листа, 219—235 μ (по Ячевскому 160—190 μ) в диаметре, с неясно выраженными клетками перидия. Придатки неправильно разветвленные, древовидные, плохо сохраняющиеся, ломкие, коричневые или буро-коричневые, светлеющие к концам. Сумки многочисленные, эллипсоидальные, реже цилиндрические, со слабо заметным перехватом в верхней части, 73—95×27—35 μ, с слегка буроватым содержимым, на хорошо выраженной ножке.

Споры числом по 2 в сумке, буроватые, 32—35×16—17 μ, эллипсоидальные, реже бобовидные.

На *Verbascum Blattaria* L. — Астраханская обл. На *V. songoricum* Schrenk. — Туркменистан: Копет-Даг, Ашхабад; Киргизия: Фрунзенская обл. На *Verbascum* sp. — Таджикистан: б. Ходжентский у., сел. Нау (по Запрометову); Крым: Никитский бот. сад. На *V. phlomoides* L. — Украинская ССР, Белая Церковь.

Распространение формы известно на Балканском полуострове, в Италии и Германии.

КОНИДИАЛЬНЫЕ (НЕСОВЕРШЕННЫЕ) СТАДИИ

В естественных условиях довольно часто приходится обнаруживать различные виды мучнисто-росяных грибов в конидиальной стадии. Для видов *Leveillula* это часто имеет место у пределов распространения этого рода, в условиях недостаточного тепла и сравнительно короткого вегетационного периода, в течение которого вызревания плодовых тел — клейстокарпиев — не происходит.

Факты подобного характера, однако, известны и для южных районов, где казалось бы имеется достаточно благоприятная обстановка для

завершения полного цикла развития от конидиальных спороношений до сумчатых.

В общей части уже было сказано о том, что имеются некоторые основания полагать, что отдельные виды по тем или иным причинам могли утратить способность к образованию клейстокарпиев и сохраняются в благоприятных условиях климата в конидиальной стадии. В отдельных случаях мы допускаем возможность существования и зимующего эндофитного мицелия, дающего также только конидиальные спороношения.

Для рода *Leveillula* характерна конидиальная стадия типа *Oidiopsis*.

Oidiopsis Scalia

Scalia, Rendic Congresso Nazion. Bot. Palermo (1903).

Конидиеносцы очень длинные, простые или с отдельными ветвями, выходящие пучками через устьица от эндофитной первичной грибницы. От основания конидиеносцев отходят ветви, развивающиеся затем в более или менее обильную вторичную — поверхностную грибницу. Конидии всегда одиночные на вершине конидиеносцев или очень редко сохраняющиеся в коротких цепочках, двух типов: первичные цилиндрические или ланцетовидные, утончающиеся к вершине и у основания закругленные или притупленные, иногда несколько суживающиеся, часто очень длинные (до 80 μ в длину), вторичные — вершинные, возникающие последовательно после опадения первичных, цилиндрические или булавовидные, часто неправильные, примерно таких же размеров, как и первичные.

Конидиальные стадии соответствующих видов *Leveillula*.

Asclepiadaceae — Asclepias

1. **Oidiopsis sicula** Scalia, Rendic. Congresso Naz. Bot. Palermo (1903).

Syn.: *Leveillula taurica* Arn. f. *asclepiadeae* Jacz. Ячевский, Мучн.-росян. гр. (1927) 447.

Налет состоит из конидиеносцев и конидий на нижней стороне листа в виде угловатых, неправильных пятен, ограниченных жилками листа, более густой и плотный у главной жилки и несколько более изреженный к краям листовой пластинки, вначале бледноохряный, затем оранжево-охряный. На верхней стороне листа соответственно образуются ясно заметные темнопурпуровые пятна, также ограниченные жилками листа, но без налета.

Первичные конидии продолговато-ланцетовидные, на вершине заостренные и у основания закругленные, 58—80×13—18 μ, желтовато-розовые или грязнорозовые. Вторичные конидии более разнообразные по форме и величине, чаще цилиндрические или продолговато-эллипсоидальные, 42—82×11—20 μ. Конидиеносцы удлиненные, простые или чаще разветвленные, до 7 μ толщиной.

На листьях *Asclepias curassavica* L. — Сицилия (по Скалиа), Алжир (по Мэру).

Balsaminaceae — Impatiens

2. **Oidiopsis impatientis** Golov. sp. nov.

Налет грибницы относительно бедный, в виде отдельных угловатых пятен на нижней стороне листовой пластинки.

Первичные конидии ланцетовидные, у основания закругленные, 35—70×11—20 μ, в среднем (из 200 промеров) 54×15 μ, с отношением длины конидий к их ширине 2.5—5.0, в среднем 3.5. Вершины кривой

по длине конидий 51.3—55.35 μ, по ширине — 14.85 μ. Вторичные конидии цилиндрические или эллипсоидальные, на обоих концах закругленные, у основания несколько суженные, 47—65×14—16 μ.

На листьях *Impatiens parviflora* DC. — Узбекистан: окр. г. Коканда.

Boraginaceae — Heliotropium

3. **Oidiopsis boraginaceis** Golov. sp. nov.

Грибница плотная, войлочная, на листьях и стеблях.

Первичные конидии ланцетовидные, у усеченного основания суженные или иногда закругленные, 38—68×10—20 μ, в среднем 59.8×16.6 μ. Отношение длины конидий к их ширине 2.5—6.0, в среднем 4.1. Вершины кривой по длине конидий 49.95—55.35 μ, по ширине — 14.85—16.2 μ (из 73 промеров). Вторичные конидии цилиндрические, на обоих концах закругленные или с незначительно суженным и усеченным основанием, или иногда к вершине постепенно расширяющиеся, 40—57××12—15 μ. Конидиальная стадия *Leveillula boraginacearum* (стр. 272).

На *Heliotropium dasycarpum* Ldb. — Узбекистан: Ташкент; южн. Киргизия: Базар-Курганский район, Арсланбоб.

Cistaceae — Cistus

4. **Oidiopsis cisti** (Jaap) comb. nov.

Syn.: *Ovulariopsis cisti* Jaap, Verhandl. Bot. Verein. Brandenb. (1915) 23.

Налет грибницы и конидиальных спороношений на нижней стороне листа, белый, плотный, в виде пятен или реже покрывающий всю поверхность пластинки. Верхняя сторона листа приобретает желтоватую или коричневую окраску.

Конидиеносцы простые или разветвленные, с перегородками, значительно варьирующие по длине и толщине, отшнуровывающие конидии на вершине. Конидии очень крупные, до 75 μ длиной и 25 μ толщиной, удлиненные, бесцветные или слабо светлозеленые, одноклеточные.

На живых листьях *Cistus monspeliensis* L. — В Италии.

Иаап высказывает неуверенное предположение о принадлежности описанной им конидиальной стадии к *Erysiphe taurica* Lév.

Compositae — Cynara

5. **Oidiopsis cynarae** (Ferr. et Massa) Jacz. Ячевский, Мучн.-росян. гр. (1927) 448.

Syn.: *Oidium cynarae* Ferraris et Massa, Mycr. Nuovi e rari per la Flora Mycol. Ital. Ann. Mycol. (1912) 294.

Налет грибницы и конидиальных плодоношений на листьях с нижней стороны, вначале белый, затем слегка охряный, уплотняющийся с течением времени до войлочного.

Конидиеносцы выходящие пучками через устьица, удлиненные, несущие на концах одиночные конидии. Первичные конидии ланцетовидные или широко ланцетовидные, 45—60×17—24 μ (по Ячевскому 44—54×12—17 μ, 54—56×20 μ).

На листьях *Cynara scolymus* L. — В Испании.

Принадлежность *Oidiopsis cynarae* к *Leveillula* не вызывает сомнений не только по типичности конидиальной стадии, но и по наличию хорошо выраженных клейстокарпиев со зрелыми сумками и спорами (см. *Leveillula compositarum* f. *cynarae*, стр. 225).

Compositae — Echinops

6. **Oidiopsis echinopis** Golov. sp. nov.

Налет слабо заметный, маскирующийся опушением листьев.

Конидии ланцетовидные, 38—54×15—23 μ.

На листьях *Echinops* sp. — Узбекистан: долина р. Ангрен, долина Чеш-Су (1200 м над ур. м.).

Конидиальная стадия *Leveillula compositarum* f. *echinopis* (стр. 225).

Compositae — Launaea (Zollikoferia)

7. **Oidiopsis launaeae** Golov. sp. nov.

Налет грибницы обильный, рыхло-войлочный, широко захватывающий ветви и листочки обертки корзинки, впоследствии уплотняющийся до плотной пленки, вначале белого цвета, затем слегка желтеющий.

Первичные конидии ланцетовидные, 39—55×13—18 μ, вторичные — изменчивые, ланцетовидные или продолговато-ланцетовидные, до 55 μ длиной и 13—20 μ толщиной.

На *Launaea (Zollikoferia) acanthoides* Boiss. — Иран: пров. Хорасан.

Euphorbiaceae — Andrachne

8. **Oidiopsis andrachnes** Golov. sp. nov.

Конидиальный налет на нижней стороне листьев, охватывающий почти всю поверхность листовой пластинки, белый, хорошо заметный.

Конидиеносцы простые или разветвленные, выходящие пучками из устьиц листа, 80—160 μ длиной и 5—7 μ толщиной, с хорошо заметными или не вполне четкими перегородками. Первичные конидии ланцетовидные, с заостренной вершиной и усеченным основанием, 45—55× ×15 μ, вторичные — эллипсоидальные или булавовидные, закругленные на обоих концах или усеченные у основания, иногда изогнутые, 50—65×14—15 μ.

На *Andrachne telephioides* L. var. *rotundifolia* (C. A. M.) Boiss. — Узбекистан: близ ст. Горчаково.

Labiatae — Ballota

9. **Oidiopsis gigasporum** (Scalia).

Syn.: *Oidium gigasporum* Scalia, Fungi Sic. orient. III (1902) 15.

Грибница на нижней поверхности листовой пластинки, на слабо заметных желтоватых, расплывчатых пятнах листа.

Конидии ланцетовидные, суживающиеся к вершине, 50—75× ×24—31 μ.

На листьях *Ballota rupestris* Vis. — В Сицилии.

Leguminosae — Dolichos

10. **Oidiopsis macrosporus** (Uppal, Kamat et Patel) comb. nov.

Syn.: *Oidiopsis taurica* Salmon (sensu Arnaud, Les Asterinees, II, 1921) var. *macrospora* Uppal, Kamat et Patel, Ind. Journ. Agric. Sci. VI, 1 (1936) 110.

Первичный — эндофитный — мицелий простирающийся в межклетниках мезофила листа, с округлыми гаусториями, проникающими внутрь клеток.

Конидиеносцы простые или чаще разветвленные, с перегородками, выступающие пучками из устьиц, до 280 μ длиной. Конидии одиночные на концах конидиеносцев, изменчивые по длине и толщине, почти цилин-

дрические или суживающиеся к вершине или неправильные, суженные или перехваченные в средней части, 47—111×10—34 μ. Вершина кривой по длине конидий 79—86.9 μ, по толщине — 16—21.9 μ (из 400 промеров).

Клейстокарпии не найдены.

На листьях *Dolichos lablab* L. — В Индии.

Уппал, Камат и Пател (Uppal, Kamat a. Patel, 1936) сообщают, что им не удалось заразить конидиями с *Dolichos lablab*: *Cyamopsis psoraloides*, *Oxalis corniculata* и *Euphorbia geniculata*. При перекрестных заражениях перечисленные растения заражались только конидиями, взятыми с этих же видов растений. Таким образом, экспериментально доказана узкая специализация форм, встречающихся на упомянутых растениях-хозяевах.

Papaveraceae — Claucium

11. **Oidiopsis glaucii** Golov. sp. nov.

Конидиальный налет на нижней поверхности листовой пластинки, мучнистый, слабо заметный.

Конидиеносцы на первичной грибнице удлиненные, 75—140 μ длиной и 5.6—7.4 μ толщиной, выступающие пучками из устьиц.

Первичные конидии одиночные на вершине конидиеносцев, ланцетовидные, на вершине заостренные и притупленные у основания, 42—65× ×7—18 μ, грубо и редко бородавчатые. Вторичные конидии такой же величины, цилиндрические.

На *Glaucium fimbrilliferum* (Trautv.) B. Fedtsch. — Узбекистан: Чаткальский хребет.

Polemoniaceae — Phlox

12. **Oidiopsis phlogis** Golov. sp. nov.

Грибница на поверхности листьев незаметная. Конидиальный налет на нижней поверхности листовой пластинки слабый, почти незаметный.

Конидиеносцы выходящие пучками из устьиц, цилиндрические, с 3 перегородками, 100—200×4.4—5.5 μ. Конидии одиночные на вершине конидиеносцев, ланцетовидные или коротко обратнобулавовидные, на вершине заостренные до пикообразных, 36—67×12—23 μ. Последующие конидии, возникающие на тех же конидиеносцах, удлиненно-эллипсоидальные, расширяющиеся кверху, реже эллипсоидальные или почти цилиндрические, с закругленными концами, образующиеся после опадения первичных, таких же размеров, как и первичные. Конидии и конидиеносцы часто с редкими и крупными бородавками, разбросанными в беспорядке.

На листьях *Phlox* sp. — Южн. Киргизия: Базар-Курганский район, Арсланбоб.

Scrophulariaceae — Mimulus

13. **Oidiopsis mimuli** (Ell. et Langl.).

Syn.: *Oidium obductum* Ell. et Langl. f. *mimuli* Ell. et Langl. цит. по: Salmon, Ann. of Bot. XX (1906) 187.

См. на *Mimulus glutinosus* Bart. — *Leveillula scrophulariacearum* (стр. 287).

Виды и формы, положение которых в системе рода неясно

Geraniaceae — Geranium

Leveillula taurica Arn.

f. **geranii** Jacz. Ячевский, Мучн.-росян. гр. (1927) 409.

На листьях *Geranium macrorrhizum* L. — В Югославии (Skoric, 1923).

Moraceae — Cannabis

Leveillula taurica Arn.

f. **cannabis** Jacz. Ячевский, Мучн.-росян. гр. (1927) 412.

По Ячевскому форма известна из Средней Азии на листьях конопли — *Cannabis sativa* L.

Нам ни в одном случае не приходилось видеть коноплю в Средней Азии с наличием *L. taurica* Arn. В гербарии Лаборатории им. А. А. Ячевского (ВИЗР) также не имеется образца *Cannabis sativa* с *L. taurica* Arn. Таким образом, оригинальный материал, давший основание А. А. Ячевскому описать форму *L. taurica* на конопле, нам не известен. Думается, что здесь могла произойти ошибка в определении субстрата кем-либо из сборщиков, введших в заблуждение и А. А. Ячевского. Наиболее вероятно предположить сбор в качестве питающего растения не *Cannabis sativa* L., а *Datisca cannabina* L.

Oxalidaceae — Oxalis

Leveillula taurica Arn.

f. **oxalidis** Berger.

На листьях *Oxalis* sp. — В Испании (Berger, 1938). На *O. corniculata*. — В Индии (Uppal, Kamat a. Patel, 1936).

Tropaeolaceae — Tropaeolum

Leveillula taurica Arn.

f. **tropaeoli** Berger.

На листьях *Tropaeolum majus* L. — На юге Европы (Berger, 1938), в Испании.

Vitaceae — Ampelopsis (Vitis)

Leveillula taurica Arn.

f. **ampelopsis** Berger.

На листьях *Ampelopsis* sp. — На юге Европы (Berger, 1938).

ЛИТЕРАТУРА

Бабаян А. А. Мучнистая роса на картофеле. Сборн. тр. по защ. раст., № 2, Ереван, 1949.

Бабаян А. А. Некоторые данные о грибных паразитных заболеваниях культурных растений Армянской ССР. Сборн. тр. по защ. раст., № 2, Ереван, 1949.

Бессонов И. А. Некоторые новые данные о развитии перитеция и образовании аскоспор в семействе Erysiphaceae. Тр. Бюро по миколог. и фитопатолог., СПб. 1914.

Бессонов И. А. О половом процессе и образовании аскоспор в семействе Erysiphaceae. Микробиология, 1, 1914, 172.

Головин П. Н. Болезни хлопчатника, неизвестные или слабо распространенные в Средней Азии. Сборн. НИХИ. Материалы по вредителям и болезням хлопчатника, 1935.

Головин П. Н. Болезни южных масличных культур. Тр. Среднеазиатск. Гос. унив., сер. VIII, Ботаника, 35, 1937.

Головин П. Н. Грибы песчаных пустынь Средней Азии. Тр. Узбекск. фил. АН СССР, сер. XI, Ботаника, в. 1, 1941.
Головин П. Н. Закономерности распределения микологической флоры на Памире. Изв. Таджикск. фил. АН СССР, 8, 1944.
Головин П. Н. Экологические типы грибов Средней Азии. Изв. АН Узбекск. ССР, 5, 1947.
Головин П. Н. Эволюция и филогения мучнисто-росяных грибов. Бюлл. Среднеазиатск. Гос. унив., № 25, 1947.
Головин П. Н. Микофлора Средней Азии, I. Мучнисто-росяные грибы Средней Азии, 1, Ташкент, 1949.
Естифеев П. Г. Материалы к микофлоре Туркменистана и сопредельного с ним Хоросана (Персия). Отчет о деятельности ОЗРа за 1924—1925 и 1925—1926 операционные годы, 1927.
Запрометов Н. Г. Материалы по микофлоре Средней Азии. 1, 1926; 2, 1928.
Запрометов Н. Г. Мучнистая роса хлопчатника. Хлопковое дело, № 1, 1930
Комаров В. Л. Паразитные грибы горного Зеравшана. Бот. зап. С.-Петерб. унив. (Scripta Botanica), IV, 2, 1895.
Купревич В. Ф. Болезни растений ущелья Кондара. Сб. «Ущелье Кондара», 1951.
Лобик А. И. Материалы микологической флоры плавней р. Кумы по обследованиям 1925 г. Матер. по флористич. и фаунистич. обслед. Терского округа, 1927.
Сорокин Н. В. Органы размножения Erysiphei. Харьков, 1870.
(Сорокин Н. В.) Sorokin N. Materiaux pour la Flore Cryptogamique de l'Asie Centrale. Rev. Mycol., 1889—1890.
Спешнев Н. Н. Грибные паразиты, новые или мало известные, Закаспийской области и Туркестанского края. Тр. Тифлисск. бот. сада, V, 1901.
Тейх А. Е. Предварительное сообщение о грибных заболеваниях эфирно-масличных растений Средней Азии. Тр. Таджикск. бот. сада, 2, 1932.
Шембель С. Ю. Новая форма Erysiphe taurica. Болезни растений, 1, 1926.
Ячевский А. А. Грибы России. Несовершенные грибы. 1. Род Cicinnobolus. Л., 1922.
Ячевский А. А. Карманный определитель грибов. Вып. второй. Мучнисто-росяные грибы. Л., 1927.
Abbott E. A pawdery mildew on cotton from Peru. Mycologia, XXIV, 1952.
Arnaud G. Les Asterinées. Ann. des Epiphyt., I, 1918; II, 1921.
Arnaud G. Sur les affinites des Erysiphées et des Parodiopsidées. Compt. rend. Acad. Sci. Paris, 178, 1921.
De Bary A. Eurotium, Erysiphe, Cicinnobolus, nebst Bemerkungen über die Geschlechtorgane der Ascomyceten. Abhandl. herausgeg. v. d. Senckenberg. Naturforsch. Gesellsch., 7, 1877.
De Bary A. Vergleichende Morphologie und Biologie der Pilze, Mycetozoen und Bacterien. Leipzig, 1884.
De Bary A. et M. Woronin. Systematische Übersicht der Erysipheen. Beitr. z. Morphol. und Physiol. d. Pilze, III, 1870.
Berger G. Contribution à la connaissance de Leveillula taurica Arn. Ann. des Epiphyties et de Phytogénétique, IV, 1, 1938.
Blumer S. Die Erysiphaceen Mitteleuropas mit besonderer. Berücksichtigung der Schweiz. Beitr. z. Kryptogamen-flora der Schweiz., II, 1, 1933.
Brodie H., C. Neufeld. The dewelopment and structure of the conidia of Erysiphe polygoni DC. and their germination at low humidity. Canad. journ. of research., Ottawa, 20, 1, 1942.
Castagne L. Catalogue des Plantes de Marseille. 1845, Suplement, 1851.
Chorin M. The powdery mildew of potatoes in Palestine. Rehovot Rept. f. Palestine Journ. of Botany Rehovot, 5, 1946.
Ferraris e Massa. Micromyceti nuovi o rari per la flora mycologica italiana. Ann. Mycol., 10, 1909.
Foex E. Notes sur Oidiopsis taurica (Lév.) Salmon. Ann. de l'Ecole Nationale d'Agriculture de Montpellier, VIII, 1908—1909.
Foex E. De la presens de deux sortes de conidiophores chez Oidiopsis taurica. Compt. rend. Acad. Sci. Paris, 1912a.
Foex E. Les conodiophores des Erysiphacées. Note preliminaire. Revue Générale de Botanique, XXIV, 1912b.
Foex E. Miscellanees: Les conidiophores des Erysiphacées. Montpellier, 1912c.
Foex E. Reserches sur Oidiopsis taurica. Bull. Soc. Mycol. France., 29, 1913.
Fuckel L. Symbole mycologicae. 1870.
Léveillé J. Voyage dans la Russie méridionale. 1842.

Léveillé J. Organisation et disposition méthodique des espèces qui composent le genre Erysiphe. Ann. de Sci. Nat. Bot., 3 sér, XV, 1851.
Magnus P., J. Bornmüller, Iter Persicoturcicum 1892—1893. Verh. Zool. Bot. Gesellsch., 49, 1899.
Magnus P., J. Bornmüller, Iter Syriacum (1897). Verh. Zool. Bot. Gesellsch. Wien. 50, 1900.
Maire R. Remarques sur quelques Erysiphacées. Bull. Soc. Sci. Nat. Nancy, 3, VII, 1905.
Palla. Ueber die Gattung Phyllactinia. Ber. Deutsch. Bot. Gesellsch., 17, 1899.
Saccardo P. A. Sylloge Fungorum. 1882—1931.
Salmon E. S. A monograph of the Erysiphaceae. Mem. Torr. Bot. Club, 9, 1900.
Salmon E. Supplementary notes on the Erysiphaceae. Mem. Torr. Bot. Club, 29, 1902
Salmon E. On endophytic daptation shown by Erysiphe graminis DC., under cultural condition. Ann. of Bot., 19, 1905a.
Salmon E. Preliminary notes on endophytic species of the Erysiphaceae. Ann. Mycol. 3, 1905b.
Salmon E. On Oidiopsis taurica on endophytic member of the Erysiphaceae. Ann. of Bot., 20, 1906.
Scalia G. Di una nuova malattia dell'Asclepias curassavica. Spr. Oidiopsis sicula. L'Agricoltore Calabro-Siculo, 27, 1902.
Scalia G. Micromycetes aliquot siculi nuovi. Rendic. Congr. Nz. Bot. Palermo 1902, 1903.
Skoric V. Erysiphaceae Croatiae. Glasnik za Sumske Pokuse, I, 1926
Smith G. The haustoria of the Erysiphaceae. Bot. Gaz., 29, 1900.
Spegazzini. Perisporiales. Physis, IV, 1918.
Traverso. Intorno ad un Oidio della Ruta e dal suo valore sistematico. Padova, 1913.
Uppal, Kamat and Patel. A new variety of Oidiopsis taurica. Indian Journ. of agricult. sci., VI, 1, 1936.

АЛФАВИТНЫЙ УКАЗАТЕЛЬ НАЗВАНИЙ СЕМЕЙСТВ ПИТАЮЩИХ РАСТЕНИЙ

Asclepiadaceae 243, 297
Balsaminaceae 218, 227
Bignoniaceae 243, 245
Boraginaceae 272, 273, 298
Campanulaceae 273, 274
Capparidaceae 273, 275
Caryophyllaceae 273, 276
Chenopodiaceae 216, 293
Cistaceae 273, 277
Compositae 218, 297
Cruciferae 273, 278
Cucurbitaceae 273, 279
Datiscaceae 243, 246
Dipsacaceae 243, 247
Elaeagnaceae 273, 280
Euphorbiaceae 243, 448, 299
Geraniceae 301
Guttiferae 273, 280
Labiatae 218, 233, 299
Leguminosae 243, 250, 299
Linaceae 273, 281
Malvaceae 218, 239
Moraceae 301
Oxalidaceae 301
Papaveraceae 243, 265, 300
Pedaliaceae 273, 281
Plantaginaceae 273, 282
Plumbaginaceae 273, 283
Polemoniaceae 273, 284, 300
Polygonaceae 273
Ranunculaceae 243, 266
Rosaceae 243, 268
Rutaceae 273, 284
Saxifragaceae 243, 268
Scrophulariaceae 273, 285, 296, 300
Solanaceae 273, 288
Thymelaeaceae 243, 269
Tropeolaceae 301
Umbelliferae 215, 273, 289
Vitaceae 301
Zygophyllaceae 243, 270

АЛФАВИТНЫЙ УКАЗАТЕЛЬ ПИТАЮЩИХ РАСТЕНИЙ

Acanthophyllum glandulosum Bge. 277
Achillea ptarmica L. 219
Acroptilon picris C. A. M. (см. Centaurea picris L.) 222
Alhagi pseudalhagi (M. B.) Desv. 251
— camelorum Fisch. 251
— Maurorum Medik. 251
Althaea filicifolia (L.) Cav. 239
— kurdica Schlecht. 240
— nudiflora Lindl. 239
Althaea sp. 240
Ammodendron argenteum (Pall.) O. Kunze 253
— Sieversii Fisch. 252
Ammothamnus Lehmanni Bge. 253
Ampelopsis sp. 301
Andrachne telephioides L. 248, 299
Anetum graveolens L. 289
Angelica (см. Archangelica) 290
Anisum vulgare Gaertn. 290

Archangelica decurrens Ldb. 290
Archangelica sp. 290
Arctium minus Bernh. (см. Lappa)
Arenaria Griffithii Boiss. 277
Argemone platyceras Link et Ott. 266
Artemisia absinthium L. 220
— dracunculus L. 220
— maritima L. 220
— pamirica C. Winkl. 220
— scopariaeformis Led. 220
Artemisia sp. 220
Arthrophytum wachanicum E. Korov. 217
Asclepias cornuti Decn. 244
— curassavica L. 201, 204, 244, 297
Asclepias sp. 198, 244
Astragalus amarantha M. B. 254
Astragalus sp. 254
Athamantha macrophylla (Reg. et Schm.) E. Kor. 292
— Lehmanniana Bge. 292
Atractylis persica DC. 232
Atriplex tatarica L. 298
Ballota rupestris Vis. 204, 233, 299
Bardana (см. Lappa) 229
Caccinia dubia Bge. 273
Calligonum aphyllum (Pall.) B. Fedtsch. 284
Calligonum sp. 284
Calophaca sp. 254
Cannabis sativa L. 301
Capparis spinosa L. 275
Capparis sp. 275
Capsicum annuum L. 288
Carduus crispus L. 221
Carlina corymbosa L. 196, 221
— lanata L. 221
Carthamus lanatus L. 222
— tinctorius L. 222
Catalpa bignonioides Walt. 246
Centaurea iberica Trev. 222
— picris Pall. 222
Centaurea sp. 222
— squarrosa Willd. 222
Cerinthe major L. 196, 273
Chenopodium anthelminticum L. 293
Chlainanthus platycalyx (Schrenk) Briq. 235
Chondrilla ambigua Fisch. 223, 287
— juncea L. 203, 223
Chrozophora gracilis Fisch. et Mey. 249
— tinctoria (L.) Juss. 249
Cicer arietinum L. 254
— songoricum Steph. 254
Cicer sp. 254
Cirsium arvense L. 223
— eryophorum (L.) Scop. 196
— lanceolatum (L.) Scop. 223
Cistus albidus L. 278
— monspeliensis L. 278, 298
— salsolifolius L. 278
Clematis orientalis L. 267
— songarica Bge. 267
Clematis sp. 267
Cnicus arvensis Hoffm. 223
— lanceolatus Willd. 223
Codonocephalum grande (Schr.) B. Fedtsch. 227
Codonocephalum Peacockianum Aitch. et Hemsl. 227
Codonopsis ovata Benth. 274
Colutea persica Boiss. 255
Coreopsis sp. 224
Corispermum hyssopifolium L. 294
Cousinia lyrata Bge. 224
— rotundifolia Winkl. 244
— Sewerzowi Rgl. 224
— triflora Schr. 244
— verticillata Bge. 224
Cousinia sp. 224
Crupina pauciflora Kar. et Kir. 225
Cucumis sativus L. 280
Cucurbita pepo L. 280
Cucurbita sp. 280
Cyamopsis psoraloides L. 213, 248, 255
Cynara cardunculus L. 225
— scolymus L. 225, 298
Cystidospermum (Euphorbia) cheirolepis Prokh. 250
Cytisus quinquefolius Hort. 256
Cytisus sp. 256
Datisca cannabina L. 247, 301
Daucus carota L. 290
— maximus Desf. 203, 216, 287, 290
Delphinium sp. 267
Diarthron vesiculosum (Fisch. et Mey) C. A. M. 270
Dodartia orientalis L. 286
Dolichos lablab Boiss. 202, 213, 248, 256, 299
Dorycnium herbaceum Vill. 196, 257
Dracocephalum integrifolium Bge. 233
Echinops sp. 225, 299
Echinospermum (см. Lappula) 274
Elaeagnus angustifolia L. 280
Elaeoselinum lagascae Boiss. 291
Eremostachys labiosa Bge. 234
Eremostachys sp. 234
Eryngium Biebersteinianum Nevski 291
— campestre L. 196, 291
— coeruleum M. B. 291
— noeanum Boiss. 291
Eryngium sp. 291
Euphorbia cheirolepis Fisch. et Mey 250
— geniculata L. 213, 248, 250
— lanata Sieb. 250
Euphorbia sp. 250
Eurotia sp. 294
Exochorda Korolkowi Lav. (E. Alberti Rgl.) 268
Foeniculum vulgare Mill. 203, 216, 287
Geranium macrorrhizum L. 301
Glaucium fimbrilliferum (Trautv.) B. Fedsch. 266, 300
Glycyrriza aspera Pall. 258
— bucharica Rgl. 258
— glabra L. 258
Glycyrriza sp. 258
Goebelia alopecuroides Bge. 263
Gossypium barbadense L. 240
— hirsutum L. 240
Gundelia Tournefortii L. 225
Haloxylon persicum Bge. 217
— wachanicum E. Korov. 217
Haplophyllum acutifolium DC. 285

Haplophyllum hirsutum Rgl. et Schm. 285
— latifolium Kar. et Kir. 285
— pedicellatum Bge. 285
— Sieversii Fisch. 285
Haplophyllum sp. 285
Hedysarum Falconeri Baker. 258
— fimbriatum L. 258
— tasckenticum M. Pop. 258
Hedysarum sp. 258
Helianthemum canum (L.) Baumg. 278
— oelandicum Koch. 278
— songaricum Schrenk. 278
— vulgare Gaertn. 278
Helianthus annuus L. 227
Helychrysum arenarium (L.) DC. 226
Heliotropium dasycarpum Led. 274, 298
— jaxarticum Bge. 274
Heracleum Olgae Rgl. et Schm. 292
Heracleum sp. 292
Hibiscus cannabinus L. 241, 242
— trionum L. 541
Hypericum scabrum L. 281
Hypericum sp. 281
Impatiens parviflora DC. 219, 298
Incarvillea Olgae Rgl. 246
Inula germanica L. 227
— grandis Schr. 227
— Helenium L. 227
— nervosa Wall. 196, 227
Jurinea sp. 228
Kochia prostrata Schrab. 295
Kochia sp. 295
Lagochilus cabulicus Benth. 235
— diacanthophyllus (Pall.) Benth. 235
— platycalyx Schrenk. 235
Lagochilus sp. 235
Lappa amplissima Boiss. 229
— minor Bernh. 229
Lappula echinophora (Pall.) Kuntze 274
Launaea acanthodes (DC.) Boiss. 231, 300
Lens culinaris Medic (L. esculenta Moench) 259
Lepidium crassifolium L. 279
— latifolium L. 279
Lepidium sp. 279
Leptorabdos parviflora Benth. 286
Libanotis Lehmanniana Bge. 292
Linaria odora (M. B.) Chav. 287
Linaria sp. 287
Linum usitatissimum L. 281
Lycopersicum esculentum L. 288
Lygia Passerina Fas. 270
Malva rotundifolia L. (M. neglecta Wallr.) 242
Malva sp. 242
Marrubium lanatum Benth. 235
— peregrinum L. 235
— praecox Janka 235
— propinquum L. 235
Marrubium sp. 235
— vulgare L. 235
Medicago sativa L. 210, 260
Mimulus glutinosus Bark. 203, 287, 300
Nepeta coeruleum L. 236
— podostachys Benth. 236
Nigella sativa L. 267
Nitraria Schöberi L. 271
Odontospermum aquaticum Schr. 229
Onobrychis grandis Lipsky 261
— chorassanica Bge. 261
— sativa Lam. 261
— sintensis Bornm. 261
Onobrychis sp. (O. communis) 261
Oxalis corniculata L. 213, 248
Oxalis sp. 301
Passerina annua Wikstr. 270
Peganum Harmala L. 196, 271
Peganum sp. 271
Phaseolus aureus Roxb. 262
Phlomis herba venti L. 203, 237
— pratensis Kar. et Kir. 236
— pungens Willd. 203, 237
— salicifolia Bge. 236
Phlomis sp. 236
— tuberosa L. 236
Phlox sp. cult. 300
Phyteuma argutum Rgl. 275
— Regelii Trautv. 275
Picris hieracioides L. 229
Pimpinella anisum L. 290
Plantago lanceolata L. 282
Plumbago europaea L. 283
Prangos sp. 292
Psoralea drupacea Bge. 263
Psoralea sp. 263
Ribes sp. 269
Ricinus communis L. 250
Rosmarinus officinalis L. 237
Ruta Buxbaumii Poir. 285
— hirsuta (Rgl. et Schm.) B. Fedtsch. 285
— latifolia (Kar. et Kir.) B. Fedtsch. 285
— pedicellata (Bge.) B. Fedtsch. 285
— Sieversii (Fisch.) B. Fedtsch. 285
Ruta sp. 285
Salsola canescens Boiss. 295
— kali L. 295
— Paletzkiana Litv. 295
Salsola sp. 295
Salvia amplexicaule Lam. 237
— nutans L. 237
— silvestris L. 237
— virgata Ait. 237
Saponaria Griffithiana Boiss. 277
Satureja intermedia L. 238
Saussurea salsa (M. B.) Spreng. 229
— (Sogdiana?) 229
Saussurea sp. 196
Scabiosa caucasica Bieb. 248
— Olivieri Coult. 248
Scorzonera hispanica L. 230
— acanthoclada Franch. 230
— tau-saghyz Lipsch. et Bosse 230
Scutellaria sp. 238
Senecio foliosus Salzm. 230
Serratula latifolia Boiss. 230
Sesamum (orientale) indicum L. 282
Seseli Lehmannianum (Bge.) Boiss. 292
— macrophyllum Reg. et Schm. 292
Solanum capsicum L. 288
— melongena L. 288
— tuberosum L. 289
Sophora alopecuroides L. 263

Statice Gmelini Willd. 283
— sareptiana Beck. 283
Sympegma Regelii Bge. 218
Taraxacum glaucanthum (Led.) DC. 231
— montanum DC. 231
Taraxacum sp. 231
Teucrium chamaedrys L. 239
— polium L. 239
Thalictrum minus L. 268
Thermopsis alterniflora Rgl. et Schm. 264
Thevenotia persica Boiss. 208, 232
— scabra Boiss. 208
Thymellaea Passerina Goss. et Germ. 270
Thymellaea sp. 270
Trigonella sp. 264
Tropaeolum majus L. 301
Verbascum Blattaria L. 296
Verbascum floccosum Waldst. et Kit. 296
— lychnitis L. 199
— nigrum L. 199
— phlomoides L. 199, 296
— pannosum Vis. et Panz. 199
— pulverulentum Vill. 199
— speciosum Schrad. 199
Verbascum sp. 296
— thapsiforme Schrad. 296
Vicia costata Ldb. 265
— cracca L. 265
Vicia sp. 265
— tenuifolia Roth. 265
Vincetoxicum funebre Boiss. 245
Zollikoferia acanthodes DC. 231, 300
Zygophyllum fabago L. 196, 203, 271
— Eichwaldii C. A. M. 271
Zygophyllum sp. 271

АЛФАВИТНЫЙ УКАЗАТЕЛЬ НАЗВАНИЙ ГРИБОВ И ИХ СИНОНИМОВ[1]

Cicinnobolus Cesatii De Bary 225, 226
Erysiphaceae 195, 196, 200, 205, 207, 210, 212
Erysiphe *acanthophylli* Speschnev 276
— *alhagi* Sorokine 251
— *armata* Sorokine 242
— *asterisci* P. Magn. 229
— cichoracearum DC. 199, 229, 281
— — f. scorzonerae Jacz. 230
— communis (Lév.) Fckl. 225, 284
— — forma *cynaracearum* Rabh. 225
— *Duriaei* Lév. 236
— *euphorbiae* Speschnev 249
— graminis 199, 207
— *lanata* Magn. 248, 249
— *lanuginosa* Fckl. 203, 215, 290
— *lichenoides* Traub. et Sacc. 216
— *papilionacearum* Kom. 253, 254, 262
— *pegani* Sorokine 270, 271
— *ricini* Speschnev 250
— *saxaouli* Sorok. 195, 216
— *taurica* Lév. 196, 203, 270, 297, 298
— — *f. corispermi* Lobik 294
— — *var. andina* Speg. 249
— — *var. zygophylli* Maire 203, 271
Leveillula Arnaud. 213
— asclepiadacearum 243
— asclepiadacearum f. asclepiadeae cornuti Golov. 244
— — f. vincetoxici (Jacz.) 245
— balsaminacearum 219
— — f. impatientis 219
— bignoniacearum 245
— — f. catalpae (Teich.) 245
— — f. incarvilleae Golov. 243, 246
— boraginacearum 272
— — f. cacciniae (Jacz.) 273
— — f. cerinthe (Jacz.) 273
— — f. heliotropii (Teich.) 473
— — f. lappulae (Jacz.) 274
— campanulacearum 274
— — f. codonopsis Golov. 272, 274
— — phytheumatis (Jacz.) 275
Leveillula capparidacearum 275
— — f. capparidis (Jacz.) 275
— caryophyllacearum 276
— — f. acanthophylli (Speschn.) 276
— — f. arenariae Golov. 277
— — f. saponariae (Jacz.) 277
— chenopodiacearum 292
— — f. atriplicis Posp. 292
— — f. chenopodii (Teich.) 292
— — f. coriospermi (Lobik.) 293
— — f. eurotiae (Jacz.) 293
— — f. kochiae (Jacz.) 293
— — f. salsolae (Jacz.) 294
— cistacearum 277
— — f. cisti (Jaap.) 278
— — f. helianthemi (Jacz.) 278
— compositarum 219
— — f. achilleae (Jacz.) 219
— — f. artemisiae (Jacz.) 219, 220
— — f. artemisiae pamiricae Golov. 220
— — f. cardui (Jacz) 221
— — f. carlinae (Jacz.) 221
— — f. carthami (Jacz.) 221
— — f. centaureae (Jacz.) 222
— — f. chondrillae (Jacz.) 222
— — f. cirsii (Jacz.) 223
— — f. coreopsidis Golov. 223
— — f. cousiniae (Jacz.) 224
— — f. crupinae Golov. 224
— — f. cynarae (Jacz.) 225
— — f. echinopis Golov. 225
— — f. gundeliae (Jacz.) 225
— — f. helichrysi (Jacz.) 225
— — f. helianthi Golov. 226
— — f. inulae (Jacz.) 227
— — f. jurineae Golov. 227, 228
— — f. lappae (Jacz.) 228
— — f. odontospermi (Jacz.) 229
— — f. picridis (Jacz.) 229
— — f. saussureae (Jacz.) 229
— — f. scorzonerae (Kuprew.) 230
— — f. scorzonerae tau-saghyz (Solk.) 230
— — f. senecionis (Jacz.) 230

[1] Названия видов и форм, выделенные курсивом, являются синонимами.

Leveillula compositarum f. serratulae (Jacz.) 230
— — f. taraxaci (Jacz.) 230
— — f. zollikoferiae (Jacz.) 231
— cruciferarum 278
— — f. lepidii (Jacz.) 278
— cucurbitacearum 279
— datiscacearum 246
— — f. datiscae (Jacz.) 246
— dipsacacearum 247
— — f. scabiosae (Jacz.) 247
— elaeagnacearum 280
— guttiferarum 280
— labiatarum 233
— — f. ballotae Golov. 233
— — f. dracocephali Golov. 233
— — f. eremostachydis Golov. 234
— — f. lagochili Golov. 235
— — f. marrubii (Jacz.) 235
— — f. nepetae (Jacz.) 235
— — f. phlomidis (Jacz.) 236
— — f. rosmarini (Jacz.) 237
— — f. salviae (Jacz.) 237
— — f. saturejae Golov. 238
— — f. scutellariae (Jacz.) 238
— — f. teucrii (Jacz.) 238
— lanata (Magnus) 248
— — f. andrachnes Golov. 248
— — f. chrozophorae (Jacz.) 243, 249
— — f. euphorbiae (Speschnev) 243, 249
— — f. ricini (Speschnev) 250
— lanuginosa (Fckl.) 215, 290
— — f. dauci (Jacz.) 215
— leguminosarum 243, 250
— — f. alhagi (Sorok.) 243, 250, 252
— — f. ammodendri (Jacz.) 252
— — f. ammothamni (Jacz.) 253
— — f. astragali (Jacz.) 253
— — f. calophacae Golov. 254
— — f. ciceris (Jacz.) 254
— — f. coluteae Golov. 255
— — f. cyamopsidis 255
— — f. cytisi Golov. 255
— — f. dolichos 256
— — f. dorycnii (Jacz.) 257
— — f. glycyrrhizae (Jacz.) 257
— — f. hedysari (Jacz.) 258
— — f. lentis Golov. 258
— — f. medicaginis (Jacz.) 259
— — f. onobrychidis Golov. 261
— — f. phaseoli Golov. 261
— — f. psoraleae (Jacz.) 262
— — f. sophorae (Jacz.) 263
— — f. thermopsidis (Bondarz.) 263
— — f. trigonellae Golov. 364
— — f. viciae (Jacz.) 364
— lichenoides (Traub et Sacc.) 216
— linacearum 281
— malvacearum 239
— — f. altheae (Jacz.) 239
— — f. gossypii (Zaprom.) 240, 241
— — f. hibisci (Zaprom.) 240, 242
— — f. malvae (Jacz.) 242
— papaveracearum 265
— — f. argemones Golov. 265
— — f. glaucii Golov. 266
— pedaliacearum 281
Leveillula plantaginis 282
— plumbaginacearum 283
— — f. plumbaginis (Jacz.) 283
— — f. statices (Jacz.) 283
— polemoniacearum 284
— — f. phlogis Golov. 284
— polygonacearum 284
— — f. calligoni (Jacz.) 284
— ranunculacearum 266
— — f. clematidis (Jacz.) 243, 266
— — f. delphinii Golov. 267
— — f. nigellae Golov. 267
— — f. thalictri (Jacz.) 243, 267
— rosacearum 284
— — f. exochordae (Jacz.) 268
— rutacearum 284
— — f. rutae (Jacz.) 284
— saxaouli (Sorok.) 216
— — f. haloxyli (Jacz.) 216
— — f. sympegmae (Jacz.) 217, 218
— saxifragacearum 268
— — f. ribis Golov. 243, 269
— scrophulariacearum 285
— — f. dodartiae (Jacz.) 272, 286
— — f. leptorhabdi Golov. 286
— — f. linariae (Jacz.) 287
— — f. mimuli (Ell. et Langl.) 287
— solanacearum 288
— — f. capsici (Berg.) 288
— — f. lycopersici (Berg.) 288
— — f. melongenae (Berg.) 288
— — f. solani Golov. 272, 288
— taurica (Lév.) Arn. 196, 204, 233, 239, 270
— — f. *acanthophylli* Jacz. 276
— — f. *achilleae* Jacz. 219
— — f. *alhaginis* Jacz. 251
— — f. *althaeae* (Jacz.) 239
— — f. *ammodendri* Jacz. 252
— — f. *ammothamni* Jacz. 253
— — f. ampelopsis 301
— — f. *artemisiae* Jacz 219
— — f. *asclepiadeae* Jacz. 297
— — f. *astragali* Jacz. 253
— — f. *cacciniae* Jacz. 273
— — f. *calligoni* Jacz. 284
— — f. cannabis Jacz. 301
— — f. *capparidis* Jacz. 275
— — f. *cardui* Jacz. 221
— — f. *carlinae* Jacz. 221
— — f. *carthami* Jacz. 221
— — f. *catalpae* Teich. 245
— — f. *centaureae* Jacz. 222
— — f. *cerinthe* Jacz.273
— — f. *chenopodii* Teich. 293
— — f. *chondrillae* Jacz. 222
— — f. *chrozophorae* Jacz. 248
— — f. *ciceris* Jacz. 254
— — f. *cirsii* Jacz. 223
— — f. *cisti* Jacz. 278
— — f. *clematidis* Jacz. 266
— — f. *corispermi* Lobik 294
— — f. *cousiniae* Jacz. 224
— — f. *cynarae* Jacz. 225
— — f. *datiscae* Jacz. 246
— — f. *dauci* Jacz. 215, 290
— — f. *diarthronis* Jacz. 269

Leveillula taurica f. *dodartiae* Jacz. 286
— — f. *dorycnii* Jacz. 257
— — f. *elaeagni* Jacz. 280
— — f. *elaeagni angustifoliae* Babaian 280
— — f. *elaeoselini* Jacz. 291
— — f. *eryngii* Jacz. 291
— — f. *euphorbiae* Jacz. 249
— — f. *eurotiae* Jacz. 294
— — f. *exochordae* Jacz. 268
— — f. *foeniculi* Jacz. 216
— — f. geranii Jacz. 301
— — f. *glycyrrhizae* Jacz. 257
— — f. *gossypii* Zaprometov 240, 241
— — f. *gundeliae* Jacz. 225
— — f. *haloxyli* Jacz. 216
— — f. *hedysari* Jacz. 258
— — f. *helichrysi* Jacz. 226
— — f. *helianthemi* Jacz. 278
— — f. *heliotropii* Teich. 273
— — f. *hibisci* Zapzometov 240
— — f. *hyperici* Jacz. 280
— — f. *inulae* Jacz. 227
— — f. *kochiae* Jacz. 294
— — f. *lappae* Jacz. 228
— — f. *lappulae* Jacz. 274
— — f. *lepidii* Jacz. 278
— — f. *linariae* Jacz. 287
— — f. *malvae* Jacz. 242
— — f. *marrubii* Jacz. 235
— — f. *medicaginis* Jacz. 259
— — f. *nepetae* Jacz. 235
— — f. nitrariae Jacz. 270
— — f. *odontospermi* Jacz. 229
— — f. oxalidis 301
— — f. pegani Jacz. 243, 271
— — f. *phlomidis* Jacz. 236
— — f. *phyteumatis* Jacz. 275
— — f. *picridis* Jacz. 229
— — f. *plumbaginis* Jacz. 283
— — f. *psoraleae* Jacz. 262
— — f. *ricini* Jacz. 250
— — f. *rosmarini* Jacz. 237
— — f. *rutae* Jacz. 284
— — f. *salsolae* Jacz. 295
— — f. *salviae* Jacz. 237
— — f. *saponariae* Jacz. 277
— — f. *saussureae* Jacz. 229
— — f. *scabiosae* Jacz. 247
— — f. *scorzonerae* Kuprewitcz 230
— — f. *scorzonerae tau-saghyz* Solk. 230
— — f. *scutellariae* Jacz. 238
— — f. *senecionis* Jacz. 230
— — f. *serratulae* Jacz. 230
— — f. *sesami* Golov. 281
— — f. *sophorae* Jacz. 263
— — f. *statices* Jacz. 283
— — f. *sympegmae* Jacz. 217
— — f. *taraxaci* Jacz. 230
— — f. *teucrii* Jacz. 238
— — f. *thalictri* Jacz. 267
— — f. *thermopsidis* Bondarzev. 263
— — f. *thevenotiae* Jacz. 231
— — f. *thymelaeae* Jacz. 270
— — f. tropaeoli 301
Leveillula taurica f. *verbasci* Jacz. 296
— — f. *viciae* Jacz. 264, 265
— — f. *vincetoxici* Jacz. 245
— — f. *zollikoferiae* Jacz. 231
— — f. zygophylli (Maire) Jacz. 243, 271
— thevenotiae (Jacz.) 208, 231, 232
— thymelaeacearum 269
— — f. diarthronis (Jacz.) 269
— — f. thymelaeae (Jacz.) 270
— umbelliferarum 274, 289
— — f. anethi Golov. 289
— — f. anisi Golov. 289
— — f. archangelicae Golov. 290
— — f. dauci Golov. 272, 290
— — f. elaeoselini (Jacz.) 291
— — f. eryngii (Jacz.) 272, 291
— — f. heraclei Golov. 291
— — f. prangotis Golov. 292
— — f. seseli Golov. 292
— verbasci (Jacz.) 296
Microsphaera Bornmuelleriana Magnus 208, 276
Oidiopsideae 196
Oidiopsis Scalia 297
— andrachnes Golov. 299
— boraginaceis Golov. 298
— cisti (Jaap) Golov. 298
— cynarae (Ferr. et Mass.) Jacz. 298
— echinopis Golov. 299
— gigasporum (Scalia) Golov. 196, 203, 299
— glaucii Golov. 266, 300
— impatientis Golov. 297
— launaeae Golov. 299
— macrosporus (Upp., K. et P.) 299
— mimuli (Ell. et Langl.) Golov. 300
— phlogis Golov. 300
— sicula Scalia 196, 201, 404, 244, 297
— *taurica* (Lév.) Salm. 196, 199, 213, 287, 299,
Oidium obductum Ell. et Langl. 203, 287
— — f. *mimuli* Ell. et Langl. 203, 287, 300
— *cynarae* Ferr. et Mass. 298
— *gigasporum* Scalia 203, 233, 299
— *haplophylli* Magn. 284
Ovularia 198
Ovulariopsis cisti Jaap. 278, 298
— *haplophylli* Traverso 284
— *teucrii* Jaap 238
Parodiopsideae 209
Phacidiales 208
Phyllactinia 198, 202, 204
Pseuidodium 204
Ramularia 198
Sectio Cingospora 205, 214, 215
— Cylindrospora 205, 214, 293
— Longispora 205, 214, 243
— Macrospora 205, 214, 218
— Microspora 205, 214, 272
— Ovospora 204, 214, 296
Sphaerotheca fuliginea Poll. 205
— lanestris Harkn. 199
— macularis Jacz. 205
— pannosa Lév. 199
— tomentosa Otth. 199
Uncinula Lév. 199, 200

ТРУДЫ БОТАНИЧЕСКОГО ИНСТИТУТА ИМ. В. Л. КОМАРОВА
АКАДЕМИИ НАУК СССР

СЕРИЯ II, ВЫП. 10, 1956

П. Н. ГОЛОВИН

МАТЕРИАЛЫ К МОНОГРАФИИ МУЧНИСТО-РОСЯНЫХ ГРИБОВ (СЕМЕЙСТВО ERYSIPHACEAE) В СССР

(Роды **Arthrocladia, Podosphaera** и **Microsphaera**)

Род **Arthrocladia** gen. nov.

Syn.: *Calocladia* Lév. Ann. Sci. Nat. III sér., 15 (1851) 154 (pro parte). — *Microsphaera* Lév. Ann. Sci. Nat. III sér. 15 (1851) 381 (pro parte).

Грибница и конидиальные спороношения в виде паутинистого, затем мучнистого налета.

Конидии типа *Euoidium*, цилиндрические или эллипсоидальные, в цепочках.

Клейстокарпии шаровидные, с мелкими клетками перидия, коричневые. Придатки многочисленные, густо (вплотную друг к другу) расположенные по экватору и по верхней части клейстокарпия, прямые, бесцветные, тонкостенные, 1—4-кратно дихотомически или тройчато разветвленные, членистые, с наличием узлов у разветвлений, со всеми ветвями прямыми и с конечными ветвями прямыми, закругленными или суженными на концах, редко слегка расширенными, различной длины. Сумки в большом количестве, часто до 20, мелкие, на хорошо выраженных ножках, выдавливающиеся с желтоокрашенной внутренней тканью перидия.

Споры числом по 2 в сумке.

Примечание. Род *Arthrocladia* выделен нами для одного вида, который прежде рассматривался в роде *Microsphaera* Lév. — *M. Mougeotii* Lév. [=*M. lycii* (Lash.) Sacc.].

Отнесение этого вида к *Microsphaera* обосновывалось наличием дихотомического ветвления придатков клейстокарпиев. Однако изучение большого количества отечественных и европейских образцов этого вида показало, что строение придатков, их количество и некоторые другие признаки не дают возможности отнести этот вид к роду *Microsphaera*.

Прежде всего обращает на себя внимание количество придатков клейстокарпия, которых здесь настолько много, что они плотно прилегают друг к другу своими основаниями и переплетаются друг с другом. Ветвление придатков ясно дихотомическое или в более редких случаях тройчатое. Разветвление придатков начинается на половине всей их длины или несколько ближе к основанию. Нижняя половина или одна треть придатка представлена прямой клеткой, без перегородок, и половина или около двух третей придатка вверху представляет собой разветвленную часть. В этом отношении придатки этого вида резко отли-

чаются от придатков *Microsphaera*, у которых разветвления сосредоточены на вершинах придатков. Важно отметить, что близкое по характеру ветвление придатков обнаруживается в отдельных случаях у некоторых видов *Erysiphe*, в частности у *E. cichoracearum* и *E. communis*, и у некоторых видов *Leveillula*, в частности у *L. caryophyllacearum* на *Acantophyllum*, описанном в свое время Магнусом (Magnus, 1899) в роде *Microsphaera* (*M. Bornmuelleriana* Magn.) именно по признаку наличия дихотомического ветвления придатков.

Придатки у *Arthrocladia* характерны тем, что они закономерно членистые, с наличием перегородок у узлов разветвлений, где они выглядят суставчатыми и напоминающими ветвления конидиеносцев у *Penicillium* или в большей степени — разветвления у видов *Cladophora*. Для *Microsphaera* такие придатки не являются характерными, как они не характерны и для *Erysiphe*.

Solanaceae — Lycium

Arthrocladia lycii (Lasch.) comb. nov. (Рис. 1).

Syn.: *Erysiphe lycii* Lasch. in Klotsch. Herb. viv. mycol. № 950 (1846). — *Microsphaera* (*Calocladia*) *Mougeotii* Lév. Ann. Sci. Nat., III sér. 15 (1851) 158. — *Erysiphe Mougeotii* De Bary et Woronin, Beitr. Morph. Physiol. Pilze, III (1870) 52. — *Microsphaera lycii* (Lasch.) Sacc. et Roum in Michelia, II (1881) 310.

Грибница и конидиальные спороношения вначале в виде нежного, паутинистого налета, в виде отдельных пятен, затем уплотняющихся до мучнисто-пленчатого налета на обеих сторонах листовой пластинки.

Конидии *Euoidium*, в цепочках, 22—34×11—16 μ, эллипсоидальные или цилиндрические, иногда слегка согнутые.

Клейстокарпии беспорядочно разбросанные, реже в небольших группах, обычно немногочисленные, 100—160 μ или иногда до 185 μ в диаметре, с мелкими, многогранными, относительно правильными клетками перидия. Внутренние слои перидия построены из почти правильных шестигранных клеток, с большим количеством яркожелтого цвета жировых включений. Сумки обычно выдавливаются из клейстокарпиев вместе с внутренней тканью перидия в виде яркожелтых обрывков ткани. Придатки многочисленные, до 100 и больше (по Ячевскому 8—15 и больше), густо расположенные по экватору и верхней части клейстокарпия, переплетающиеся друг с другом с образованием заметного нежного пушка в виде кольца вокруг клейстокарпия, прямые, тонкостенные, бесцветные по всей длине, членистые, 1—4-кратно, как правило, дихотомически, иногда тройчато разветвленные, с относительно правильным и постоянным ветвлением под углом 40—45° или более широким при возникновении тройчатых разветвлений, равные по длине диаметру клейстокарпия или иногда в 1.5—2 раза длиннее (по Ячевскому 200—400 μ длиной). Конечные ветви прямые, на концах закругленные или утончающиеся или реже несколько расширенные, различной длины (рис. 2). Сумки числом 5—12, реже до 20, продолговатые, яйцевидные или эллипсоидальные или широко булавовидные, нередко с перехватом в верхней части, 40—65×22—32 μ, на хорошо выраженных ножках, в прочных пучках, с желтоватым внутренним содержимым.

Споры числом по 2 в сумке, эллипсоидальные, 17—24×9—14 μ.

На листьях *Lycium barbarum* L. — Украинская ССР: Киевская, Херсонская обл., Крым; Грузинская ССР: Тбилиси. На *L. ruthenicum* Murr. — Грузинская ССР; Азербайджанская ССР: Апшерон, Баку. На *Lycium* sp. — Узбекская ССР: Самаркандская обл., предгорья Тур-

кестанского хребта; Таджикская ССР: Туркестанский хребет, у сел. Мадрушкат.

Рис. 1. *Arthrocladia lycii* (Lasch.) Golov. *а* — конидии, *б* — клейстокарпии, *в* — сумки.

Рис. 2. *Arthrocladia lycii* (Lasch.) Golov., придатки.

Вид распространен на *Lycium halminifolium* Mill. (*L. vulgare*, *L. barbarum*) в Германии, Франции, Швейцарии, Италии, Австрии,

Болгарии, Румынии. Имеются не вполне достоверные сведения о встречаемости его в Норвегии. На *L. europaeum* L. — В Чехословакии, Германии.

На *L. rhombifolium* Dippel. — Во Франции и в Германии.

Род **Podosphaera** Kunze Mycol. Hefte 2 (1823) 111

Грибница обычно белая, слабо развитая, паутинистая или реже пленчатая, сохраняющаяся или исчезающая ко времени созревания клейстокарпиев.

Конидии в цепочках (*Euoidium*), часто малочисленные или даже с трудом обнаруживаемые.

Клейстокарпии шаровидные, коричневые, обычно с хорошо различимыми, относительно мелкими клетками перидия. Придатки всегда резко отличимые от грибницы, приподнимающиеся кверху, жесткие, прямые или дугообразно изогнутые, расположенные узким веерообразным пучком на вершине клейстокарпиев или по экватору — радиально, с грибницей не переплетающиеся, обычно толстостенные, у основания коричневые, на концах один или несколько раз дихотомически разветвленные и бесцветные. У основания клейстокарпиев часто сохраняются обрывки питающей грибницы, напоминающие по форме придатки *Sphaerotheca* или *Erysiphe*.

Сумка одна в клейстокарпии, широко эллипсоидальная, с 6—8 спорами.

Примечание. Род *Podosphaera* приближается к роду *Sphaerotheca* по признаку наличия в клейстокарпии только одной сумки. Однако по строению и расположению придатков *Podosphaera* резко отличается от *Sphaerotheca*. Эти признаки — расположение придатков по экватору или на вершине клейстокарпия, обособление придатков от грибницы, с которой они никогда не переплетаются, и дихотомическое разветвление придатков на концах — сближают *Podosphaera* с *Microsphaera*. В ряде случаев имеются предположения о возможности происхождения *Podosphaera* от *Microsphaera* через редукцию числа сумок в клейстокарпии до одной. Мы склонны полагать, что *Podosphaera* имеет происхождение от *Sphaerotheca*, так как конидиальная стадия у *Sphaerotheca* и *Podosphaera* типа *Euoidium*, с конидиями в цепочках. У видов *Microsphaera*, где это известно, конидиальная стадия более совершенная, чем у *Podosphaera*, — типа *Pseudoidium*, и трудно предположить здесь регресс и возвращение к более примитивным конидиальным спороношениям, от *Pseudoidium* к *Euoidium*. Более вероятным является прогрессивное развитие придатков от простых у *Sphaerotheca* к дифференцированным у *Podosphaera*, параллельно такому же процессу от *Erysiphe* к *Microsphaera*. Сходство в строении придатков у *Microsphaera* и *Podosphaera* мы склонны рассматривать как признак конвергентный.

Следует отметить, что в отдельных случаях у *Podosphaera leucotricha* и у *P. pruni* придатки почти или совсем не ветвятся и приближаются, таким образом, по строению к придаткам, характерным для *Sphaerotheca*. Однако и в этих случаях придатки отличаются все же расположением их на вершине клейстокарпиев и тем, что с вегетативной грибницей они не переплетаются.

Отнесение иногда мучнистой росы на яблоне к роду *Sphaerotheca* с этой точки зрения нельзя считать обоснованным.

В систематическом отношении виды *Podosphaera* довольно хорошо отличаются друг от друга по ряду признаков. При разграничении видов

принимаются во внимание количество придатков, длина придатков и характер их ветвления на концах.

Обособление придатков от вегетативной грибницы, их приподнятость кверху и разветвления на концах позволяют таким придаткам переплетаться с придатками соседних клейстокарпиев, что обеспечивает образование часто довольно значительных по количеству групп клейстокарпиев и распространение плодовых тел воздушными течениями. Ослизнение концов придатков позволяет приклеиваться им к новому субстрату, преимущественно к ветвям и побегам.

По расположению придатков относительно клейстокарпия в пределах рода *Podosphaera* явно можно различать две группы видов.

В одном случае придатки располагаются на вершине плодового тела в виде пучка со сближенными основаниями и веерообразно расходящимися вершинами (*P. leucotricha*, *P. tridactyla*, *P. Schlechtendalii*, *P. pruni*, *P. pruni ulmifoliae*, *P. biuncinata*). Во втором случае придатки располагаются радиально, отходя от экватора или от нижней части, и приподнимаются кверху, дугообразно изгибаясь (*P. oxyacanthae*, *P. amelanchieris*, *P. aucupariae*, *P. myrtillina*, *P. major*, *P. erineophila*, *P. minor*).

По существу, первая группа видов по ограниченному количеству придатков и своеобразному их положению стоит особняком в сем. *Erysiphaceae*. Только у некоторых видов *Sphaerotheca* можно обнаружить малое количество нередко рудиментарных придатков, и в этом отношении некоторые *Podosphaera* несомненно близки к видам *Sphaerotheca*. Кроме того, по расположению придатков в верхней части клейстокарпия эти виды *Podosphaera* до некоторой степени напоминают виды *Uncinula* секции *Eu-Uncinula* или еще более — виды *Trichocladia*.

Вторая группа видов *Podosphaera* по количеству и расположению придатков несомненно близка морфологически к *Microsphaera*.

Строение и расположение придатков позволяет хорошо разграничивать эти две группы видов *Podosphaera*, которые удобно в пределах рода рассматривать как в значительной степени обособленные секции, тем более, что переходов между этими группами не имеется.

На этом основании мы различаем в пределах рода *Podosphaera*:

I. Sectio *Radiata* — с придатками, располагающимися радиально и отходящими от экватора клейстокарпия; все придатки одного клейстокарпия одинаковой или почти одинаковой длины; в эту секцию мы включаем виды: *P. amelanchieris*, *P. erineophila*, *P. oxyacanthae*, *P. myrtillina*, *P. major*, *P. minor* и *P. aucupariae*.

II. Sectio *Capitulata* — с придатками, располагающимися на вершине клейстокарпия узким пучком; придатки одного клейстокарпия разной длины, с разветвленной частью, расположенной у разных придатков в разных ярусах; в эту секцию входят виды: *P. pruni*, *P. leucotricha*, *P. Schlechtendalii*, *P. tridactyla*, *P. pruni ulmifoliae*, *P. biuncinata*.

КЛЮЧ ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ *PODOSPHAERA*

1. Придатки располагаются радиально, обычно по экваториальной плоскости, и все придатки одного клейстокарпия одинаковой или почти одинаковой длины. Sectio *Radiata* . . . . 6.
— Придатки располагаются на вершине клейстокарпия, и придатки одного клейстокарпия разной длины, с разветвлениями, расположенными у разных придатков в разных ярусах. Sectio *Capitulata* . . . . 2.

2. Придатки на вершине обычно не разветвленные . . . . 3.
— Придатки на вершине дихотомически разветвленные . . . . 4.
3. Придатки в 2—3 раза длиннее диаметра клейстокарпия . . . . 10. **P. pruni.**
— Придатки в 3—6—(8) раз длиннее диаметра клейстокарпия . . . . 9. **P. leucotricha.**
4. Придатки в 2—6 раз длиннее диаметра клейстокарпия . . . . . . 5.
— Придатки в 8—16 раз длиннее диаметра клейстокарпия . . . . 11. **P. Schlechtendalii.**
5. Придатки 1—4-кратно разветвленные . . . . 12. **P. tridactyla.**
— Придатки 4—6-кратно разветвленные . . . . 8. **P. pruni ulmifoliae**
6. Придатки большей частью однократно разветвленные . . . . 13. **P. biuncinata.**
— Придатки многократно разветвленные . . . . 7.
7. Придатки не более чем в 3 раза длиннее диаметра клейстокарпия . 8.
— Придатки более чем в 3 раза длиннее диаметра клейстокарпия . . 12.
8. Придатки числом 9—15, часто до 20 . . . . . . 4. **P. amelanchieris.**
— Придатки в меньшем количестве, числом 2—12 . . . . 9.
9. Придатки в 1—1.5 раза длиннее диаметра клейстокарпия . . . . 10.
— Придатки в 1.5—3 раза длиннее диаметра клейстокарпия . . . . 11.
10. Клейстокарпии 72—85 μ в диаметре . . . . 1. **P. erineophila.**
— Клейстокарпии 80—112 μ в диаметре . . . . 6. **P. minor.**
11. Придатки числом 2—7. Конидии 21—22 μ длиной . . . . 5. **P. aucupariae.**
— Придатки числом 5—12. Конидии 24—27 μ длиной . . . . 7. **P. oxyacanthae.**
12. Придатки в 3—6 раз длиннее диаметра клейстокарпия . . . . 2. **P. myrtillina.**
— Придатки в 5—10 раз длиннее диаметра клейстокарпия . . . . 3. **P. major.**

I. Sectio Radiata

Придатки расположены по экватору клейстокарпия и отходят радиально, изгибаясь дугообразно кверху. Все придатки одного клейстокарпия одинаковой или почти одинаковой длины.

1. ВИДЫ СПЕЦИАЛИЗИРОВАННЫЕ, ВСТРЕЧАЮЩИЕСЯ НА РАСТЕНИЯХ ОТДЕЛЬНЫХ РОДОВ

Betulaceae — Betula

1. **Podosphaera erineophila** Naum., Ячевский, Мучн.-росян. гр. (1927) 110.

Грибница разрушающаяся и исчезающая.

Конидии боченкообразные, 18—21×12—14 μ (редко встречающиеся).

Клейстокарпии, располагающиеся исключительно на галлах, обусловленных развитием клещика (эриноз), в небольшом количестве, шаровидные, темнокоричневые, 72—85 μ в диаметре, с клетками перидия 6—12 μ в диаметре, иногда с остатками материнской грибницы у основания. Придатки числом 4—7, чаще 5—6, располагающиеся радиально по верхней части клейстокарпия, жесткие, прямые или дугообразно изогнутые, коричневые до половины и на вершине бесцветные, с 4 по-

перечными перегородками, в 1.5—2 раза длиннее диаметра клейстокарпия (82—160 μ) и 8 μ толщиной у основания, 3—4-кратно дихотомически разветвленные на концах, с конечными ветвями короткими (до 6—8 μ), тупыми и закругленными. Сумка широко эллипсоидальная, 55 μ в диаметре.

Споры числом по 8 в сумке, 15—18×11—14 μ.

На листьях *Betula verrucosa* Ehr. — на галлах, обусловленных клещиком Eryophies rudis Gor. (Erineum betulinum). — Ленинградская обл., Лужский район.

Примечание. Клейстокарпии гриба обнаруживаются только на галлах от клещика. На неповрежденную клещиком листовую пластинку заражение не распространяется. На галлах же при внимательном исследовании можно обнаружить и грибницу и конидии.

Блумер (Blumer, 1933) считает, что описанный вид не является самостоятельным видом, а должен быть отнесен к *Podosphaera oxyacanthae* D. B., от которого он морфологически не отличается. Согласиться с таким мнением нельзя по ряду причин.

Прежде всего *P. oxyacanthae* паразитирует на растениях, принадлежащих к семейству розоцветных. Исключением является указание Розе (Rose, 1886) на нахождение в Сев. Америке *P. oxyacanthae* на *Diospyros virginiana* L. (сем. *Ebenaceae*), что требует проверки материала.

Кроме того, от *P. oxyacanthae* описанный Наумовым вид отличается и величиной придатков, их числом и характером ветвления. Отличия заключаются и в величине сумок, и в количестве спор в сумках. Вместе с тем, имея в виду необычный характер развития этого вида только на галлах клещика и неспособность организма перейти на неповрежденные клещиком части листовой пластинки, уверенно можно полагать, что в данном случае мы имеем дело с каким-то уже известным видом, специализированным на других растениях и получившим возможность развиться на необычном для него субстрате в силу повреждения этого субстрата клещиком. Такие факты известны для некоторых форм *Erysiphe graminis* DC. (в опытах Гаммерлунда — Hammarlund, 1925) и сомнений не вызывают. Учитывая это, можно принять и мнение Блумера, равно как можно предположить и иное происхождение этого вида.

Ericaceae — Vaccinium

2. **Podosphaera myrtillina** (Schub.) Kunze et Schmidt, Mycolog. Hefte 2 (1823) 113.

Syn.: *Sphaeria myrtillina* Schubert in Ficinus et Schubert, Flora der Gegend um Dresden, 2 (1823) 356. — *Erysiphe myrtillina* Fries, Syst. Mycol. 2. (1829) 237. — *Erysibe myrtillina* Rabenh. Deutsch. Krypt.-Fl. I (1844) 237. — *Podosphaera Kunzei* Lév. Ann. Sci. Nat. III sér. 15 (1851) 135. — *Podosphaera oxyacanthae* (DC.) De Bary em. Salmon, Mem. Torr. Bot. Club, 9 (1900) 29 (pro parte).

Грибница слабо развитая, совершенно исчезающая ко времени вызревания клейстокарпиев.

Конидии 24—30×12—15 μ.

Клейстокарпии преимущественно на нижней стороне листовой пластинки, шаровидные, 80—100 μ в диаметре. Придатки числом 4—10, расположенные широким раскидистым пучком по верхней части клейстокарпия или отходящие почти радиально, в 3—6 раз длиннее диаметра клейстокарпия и до 10 μ толщиной, у основания коричневые и на вершине бесцветные, 3—4-кратно дихотомически на концах разветвленные, с тупыми, короткими конечными ветвями. Сумка 54—81×45—75 μ.

Споры числом по 6—8 в сумке, 18—33×12—18 μ.

Вид распространен в Зап. Европе и в Сев. Америке.

Сальмон (Salmon, 1900), Клика (Klika, 1923), Иорстед (Jorstad, 1925) рассматривают этот вид как форму *Podosphaera oxyacanthae*. Однако у этого вида имеется ряд морфологических и физиологических особенностей: длина и строение придатков, признак приуроченности к определенному кругу питающих растений и другие более мелкие признаки.

На *Vaccinium myrtillis* L. — Балтийское побережье, бассейн р. Невы, Псковская, Новгородская, Московская, Ярославская, Смоленская области; Грузинская ССР: Боржоми. Блумер (Blumer, 1933) указывает, кроме того, встречаемость этого вида на *V. intermedium* Ruthe (*V. Myrtillis*×*V. vitis idaea*) в Германии (герб. Магнуса, Гамбург).

Ericaceae — Vaccinium

3. **Podosphaera major** (Juel) Blumer, Erysiph. Mitteleurop. (1933) 143.

Syn.: *Podosphaera myrtillina* (Schub.) Kunze et Schmidt, Mycolog. Hefte 2 (1823) 113. — *Podosphaera myrtillina* var. *major* Juel. Öfvers K. Oet. Akad. Förh. 51 (1895) 496. — *Podosphaera oxyacanthae* (DC.) De Bary em. Salmon, Mem. Torr. Bot. Club, 9 (1900) 29 (pro parte). — *Podosphaera myrtillina* Kunze et Schm. f. *uliginosa* Jacz. Ячевский, Мучн.-росян. гр. (1927) 112.

Налет грибницы слабо развит.

Конидиальная стадия не описана.

Клейстокарпии на обеих сторонах листьев и на стеблях разбросанные, часто собранные в значительные по величине буро-черные хлопьевидные группы, легко опадающие. Клейстокарпии темнокоричневые, 80—100 μ в диаметре, с клетками перидия 10—27 μ в диаметре, неправильные, с закругленными углами. Придатки числом 4—10, чаще 6—8, с ясно заметными поперечными перегородками, дугообразно изогнутые кверху, у основания темнокоричневые, толстостенные, в 3—12 раз, обычно в 6—8 раз, длиннее диаметра клейстокарпия (400—700×8—11 μ), 2—3-кратно дихотомически разветвленные, с неправильными тупыми конечными ветвями. Сумка 54—78×45—54 μ.

Споры числом 8, 18—26×10—17 μ.

На *Vaccinium uliginosum* L. — Балтийское побережье, бассейн р. Невы; Северо-Зап. обл.; Смоленская обл.; Сибирь; Якутская обл.

Вид широко распространен по всей Европе.

Блумер (Blumer, 1933) указывает на нахождение этого вида в Германии на *Vaccinium vitis idaea* L. (гербарий Магнуса, Гамбург).

Rosaceae — Amelanchier

4. **Podosphaera amelanchieris** Maurizio, Centralbl. f. Bakt. II (1927) 129—148.

Syn.: *Podosphaera oxyacanthae* (DC.) De Bary em. Salmon, Mem. Torr. Bot. Club, 9 (1900) 29. — *Podosphaera oxyacanthae* De Bary f. *amelanchieris* Jacz. Ячевский, Мучн.-росян. гр. (1927) 115.

Клейстокарпии 78—100 μ в диаметре. Придатки числом 10—30, обычно 12—18, темнокоричневые, до 3 раз длиннее диаметра клейстокарпия, на концах 1—4-кратно дихотомически разветвленные. Сумки 6—8-споровые.

Споры 18—25×10—15 μ.

На *Amelanchier canadensis*, *Crataegus tomentosa*, *Prunus virginiana*, *P. americana*, *P. cerasus*, *P. avium*, *Spiraea tomentosa*, *S. latifolia* и других растениях. — В Сев. Америке.

Rosaceae — Sorbus

5. **Podosphaera aucupariae** Eriksson, Fungi paras. Scand. № 233 (1886).

Syn.: *Podosphaera oxyacanthae* (DC.) De Bary f. *sorbi* Jacz. Ячевский, Мучн.-росян. гр. (1927) 118.

Грибница слабо развитая, паутинистая, разрушающаяся и исчезающая, на обеих сторонах листа.

Конидии бочонкообразные, в цепочках, 18—24×9—15 μ.

Клейстокарпии обильные, рассеянные на обеих сторонах листа, темнокоричневые, 59—90 μ в диаметре, с 4-гранными, неправильными клетками перидия. Придатки числом 3—9, чаще 5—7, с ясно заметными поперечными перегородками, коричневые у основания и светлеющие к концам, в 1.5—3 раза длиннее диаметра клейстокарпия (75—200× ×6—9 μ). Сумки широко эллипсоидальные, почти шаровидные, 60—78× ×55—60 μ.

Споры числом по 6—8, в сумке, эллипсоидальные, иногда изогнутые, 18—24×10—14 μ.

Вид широко распространен по всей Европе.

На *Sorbus aucuparia* L. — Балтийское побережье; бассейн р. Невы; Воронежская обл.; б. Уфимская губ., Закавказье.

Примечание. Вид узко специализирован на видах *Sorbus*. По Маурицио (Maurizio, 1927), заражение удается только на *S. aucuparia* L. Однако, по Фишеру (Fischer, 1923), заражается также и *S. aria* (L.) Crantz. На этом последнем растении и на *S. quercifolia* Held. (*S. aria*×*S. aucuparia*) Блумер (Blumer, 1933) указывает распространение этого вида в Зап. Европе.

Rosaceae — Spiraea

6. **Podosphaera minor** Hacke, Bull. Torr. Bot. Club, 5 (1874) 3. (Рис. 3).

Грибница в виде белого паутинистого налета на обеих сторонах листа, разрушающаяся.

Конидии продолговато-боченкообразные, 24—26×12—15 μ.

Клейстокарпии обильные, равномерно густо рассеянные, преимущественно на нижней стороне листовой пластинки, темнокоричневые, 80—112 μ в диаметре, с неправильными, угловатыми клетками перидия, 9—21 μ в диаметре. Придатки числом 5—15, чаще 6—8 или иногда 3—4, расположенные по экватору или в верхней части радиально, дугообразно изогнутые, коричневые до разветвления, с яс-

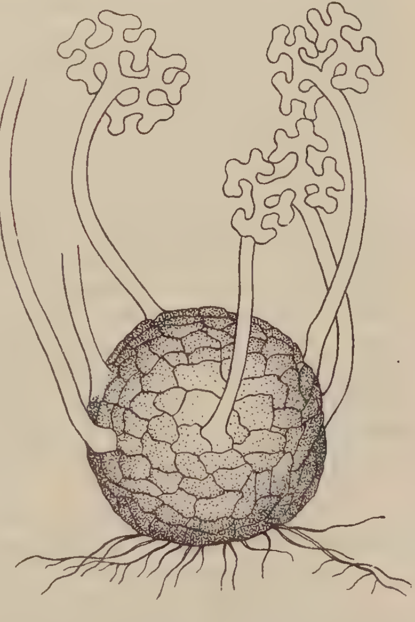


Рис. 3. *Podosphaera minor* Hacke на *Spiraea salicifolia*.

ными поперечными перегородками, в 1—1.5 (2) раза длиннее диаметра клейстокарпия (80—180×5—7 μ), иногда рудиментарные, 3—4-кратно на концах разветвленные, с короткими тупыми и закругленными конечными ветвями. Сумки широко эллипсоидальные или почти шаровидные, 60—85×50—66 μ.

Споры, как правило, числом по 8, реже по 6 в сумке, эллипсоидальные, иногда изогнутые или неравнобокие, 16—23×10—16 μ.

На листьях *Spiraea salicifolia* L. — Томская обл., Забайкальская обл.

Вид известен в Сев. Америке на *Spiraea Douglasii* Hook, *S. latifolia* L., *S. tomentosa* L.

Ячевский (1927) рассматривает на видах *Spiraea* специализированную форму вида *Podosphaera oxyacanthae.*

Блумер (Blumer, 1933) считает этот вид синонимом *Podosphaera amelanchieris.*

2. ВИДЫ МНОГОЯДНЫЕ, ВСТРЕЧАЮЩИЕСЯ НА РАЗЛИЧНЫХ РАСТЕНИЯХ СЕМ. ROSACEAE

Rosaceae

7. **Podosphaera oxyacanthae** (DC.) De Bary, Beitr. Morph. u. Physiol. Pilze, I (1870) 48.

Syn.: *Erysiphe oxyacanthae* DC. Mem. Soc. d'Agr. Départ. Seine, X (1807) 235. — *Alphitomorpha clandestina* var. *oxyacanthae* Wallroth, Verhandl. Berl. Gesell. Naturf. Freunde, I (1819) 36. — *Erysiphe clandestina* Link. Willd. Sp. Pl. VI (1824) 103. — *Erysiphe clandestina oxyacanthae* Fries, Syst. Mycol. III (1829) 238. — *Podosphaera Kunzei* Lév. (pro parte) Ann. Sci. Nat. III sér. 15 (1851) 15. — *Podosphaera minor* Howe, Bull. Torr. Bot. Club, 5 (1874) 3. — *Microsphaera fulvo-fulcra* Cooke, Grevillea, 5 (1877) 110.

Грибница хорошо развитая, белая, иногда в виде войлочного налета или в виде отдельных подушечек или распростертая.

Конидиальная стадия обильная, с конидиями типа *Euoidium*. Конидии 22—29×11—15 μ.

Клейстокарпии шаровидные, темнокоричневые, часто с неясными мелкими угловатыми и неправильными клетками перидия. Придатки располагающиеся радиально по экватору клейстокарпия, числом 4—12 или в исключительных случаях до 30, в 1.5—2 раза, реже в 3 раза длиннее диаметра клейстокарпия, реже длиннее, коричневые у основания и на вершине бесцветные, 2—4-кратно на вершине дихотомически разветвленные, с короткими тупыми, закругленными, прижатыми конечными ветвями. Сумка 58—90×45—75 μ.

Споры числом 8—6, прямые или изогнутые, иногда неравнобокие, 16—25×10—14 μ.

Сборный вид, распадающийся на ряд специализированных форм, поражающих определенные растения сем. *Rosaceae.*

Вид распространен в Зап. Европе, Сев. Америке и в Азии.

Розе (Rose, 1886) для Сев. Америки (Индиана) описывает этот же вид на *Diospyros virginiana* L. (сем. *Ebenaceae*). Это указание требует проверки, тем более что, по Розе, имеется в этих случаях в сумках по 9 спор.

Podosphaera oxyacanthae рассматривался Сальмоном (Salmon, 1900), а затем и Ячевским в качестве сборного вида, встречающегося на многих

Rosaceae — *Amelanchier*, *Crataegus*, *Cydonia*, *Mespilus*, *Pirus*, *Prunus*, *Sorbus*, *Spiraea*. Сальмон, кроме того, сюда же относил и виды на *Vaccinium*. Однако более подробные исследования показали, что многие формы, ранее включавшиеся в этот сборный вид, хорошо отличаются морфологически и биологически и имеют право на существование как обособленные, хорошо очерченные виды. Таковы *Podosphaera amelanchieris* Maurizio (1927), *P. myrtillina* (Schub) Kunze et Schmidt (1883), *P. major* (Juel) Blumer (1933), *P. aucupariae* Eriksson (1886).

В настоящее время *P. oxyacanthae* рассматривается в качестве сборного вида, паразитирующего только на некоторых представителях *Rosaceae* — на видах *Crataegus*, *Mespilus*, *Cydonia*, *Crataegomespilus* и *Pirus communis*.

Podosphaera oxyacanthae хорошо отличается количеством придатков от *P. aucupariae* и *P. amelanchieris*. По Маурицио (Maurizio, 1927), число придатков у *P. oxyacanthae* 5—12, у *P. aucupariae* — 2—6, у *P. amelanchieris* — 10—30. Виды *P. myrtillina* и *P. major* отличаются от *P. oxyacanthae* более короткими придатками, обычно не превышающими по длине двойного диаметра клейстокарпия. Кроме того, имеются и существенные различия между видами в величине клейстокарпиев. Наиболее крупные клейстокарпии имеет *P. amelanchieris* (74—99 μ), близкие размеры клейстокарпиев обнаруживаются у *P. major* (80—92 μ). Несколько меньший размер диаметра клейстокарпия отмечен для *P. myrtillina* (72—80 μ). У *P. oxyacanthae* величина клейстокарпиев 62—86 μ, и, наконец, у *P. aucupariae* — 59—80 μ. Имеются существенные различия между указанными видами и в величине конидий. Последние более крупные у *P. oxyacanthae*, чем у *P. aucupariae*.

Маурицио на основании экспериментов по перекрестному заражению растений различает у *P. oxyacanthae* две биологические формы:

1) f. sp. *cydoniae* — поражает *Cydonia vulgaris*, кроме того, *Pirocydonia Winkleri* и *P. Danieli* и также *Pirus communis*;

2) f. sp. *crataegi* — поражает *Crataegus oxyacantha*, *C. pentagyna*, *C. punctata*, *Crataegomespilus Dardari*, *C. grandiflora*, *Mespilus germanica* и *Pirus communis*.

Вторая форма не заражает *Cydonia vulgaris*, *Crataegomespilus Asnieresii*, *Amelanchier ovalis*, *Pirus malus*, *P. amigdaliformis*, *P. Bollvilleriana*, *Prunus persica*, *Pyrocydonia Danieli*, *P. Winkleri*, *Sorbus aucuparia* и *S. Aria*.

На *Pirus communis*, таким образом, могут встречаться обе указанные формы.

Вместе с тем Шкориц (Skoric, 1926) полагает на основании своих опытов, что на видах *Crataegus* и *Cydonia* имеются обособленные формы, не переходящие с одного растения на другое. По Шкорицу, f. *crataegi* не заражает *Cydonia vulgaris*.

Rosaceae — Crataegus

1) f. **crataegi** Maurizio, Centralbl. f. Bakt. II Abt. (1927) 72. (Рис. 4).

Syn.: *Podosphaera clandestina* Lév. var. *ramulicola* Thumen, Bull. Soc. Nat. de Moscou, 56 (1882) 126.

Налет грибницы обильный, плотный, почти войлочный, белый или едва желтоватый.

Конидии бочонкообразные, 15—28×7—14 μ.

Клейстокарпии обильные, 66—86 μ в диаметре. Придатки числом 5—10, коричневые почти до вершины, 135—240×4—8 μ, 3- или 4-кратно на концах разветвленные. Сумки широко эллипсоидальные, 60—70×50—57 μ.

Споры числом 6—8 в сумке, эллипсоидальные, обычно согнутые, неравнобокие или бобовидные, 24—27×12—14 μ.

Примечание. Мучнистая роса на разных видах боярышника имеет широкое распространение и в ряде случаев является очень вредоносной. Наиболее сильно заражаются виды *Crataegus oxyacantha* и *C. sanguinea*. Поражаются часто не только листья, но и ветви, и плоды. Шкориц отмечает, что ему приходилось наблюдать заражение почек и их отмирание.

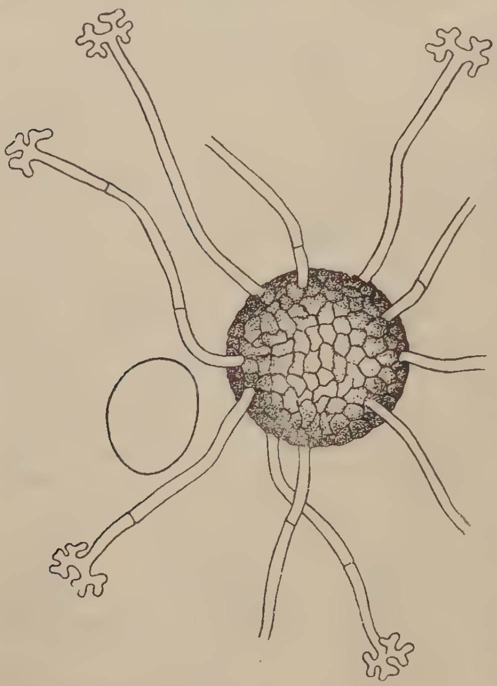


Рис. 4. *Podosphaera oxyacanthae* (DC.) De Bary f. *crataegi* Mauriz.

Тюменем описывается для Сибири особая разновидность (на ветвях) — *ramulicola*. Помимо боярышника (видов *Crataegus*) форма может поражать и грушу (*Pirus communis*), виды *Crataegomespilus*, *Mespilus germanica*.

На *Crataegus oxyacantha* L. — Балтийское побережье, бассейн р. Невы, Московская, Воронежская, Смоленская, Полтавская, Киевская, Херсонская, Ставропольская, Томская, Енисейская области, Татарская АССР, Крым, Западная обл., Закавказье, Приморская обл., Киргизская ССР, Узбекская ССР, южн. Казахстан. На *Cr. sanguinea* Pallas. — бассейн р. Невы, Псковская, Московская, Новгородская, Тульская, Молотовская, Омская, Ульяновская, Томская, Тюменская, Енисейская области. На *Cr. laciniata* Seven (*Cr. tanacetifolia* Webb.). — Херсонская обл., Крым. На *Cr. Korolkovii* Henry. — Киргизская ССР. На *Pirus communis* L. — Курская, Астраханская области, Закавказье (только конидии).

Rosaceae — Cydonia

2) f. **cydoniae** Maurizio, l. c.

Грибница в виде обильного налета, сначала пятнами, затем сливающимися, с полным покрытием поверхности листовой пластинки.

Конидии в цепочках, эллипсоидальные, 21—32×7—14 μ.

Клейстокарпии многочисленные, густо и равномерно разбросанные, шаровидные, 60—81 μ в диаметре, с 4—5-гранными клетками перидия, 15—17 μ в диаметре. Придатки числом 7—14, легко обламывающиеся, у основания коричневые и на концах бесцветные, 180—300×4—8 μ. Сумки широко эллипсоидальные, 54—69×51—60 μ.

Споры числом по 8 в сумке, 21—30×12—15 μ (рис. 5 и 6).

На листьях *Cydonia vulgaris* Pers. — Астрахань, Крым, Закавказье, б. Туркестан, б. Закаспийская обл.

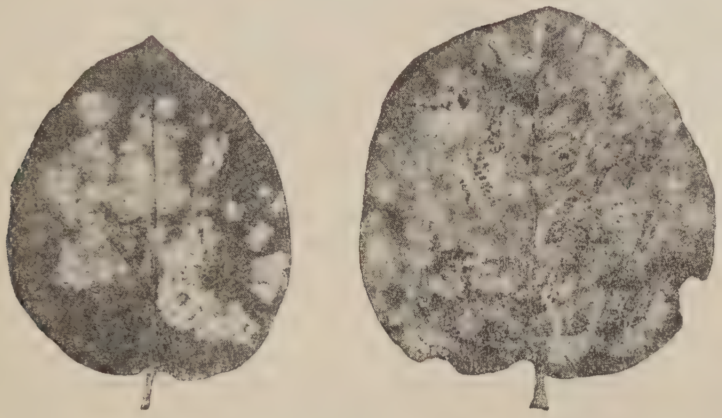


Рис. 5. Мучнистая роса ***Podosphaera oxyacanthae*** (DC.) De Bary на листьях айвы.

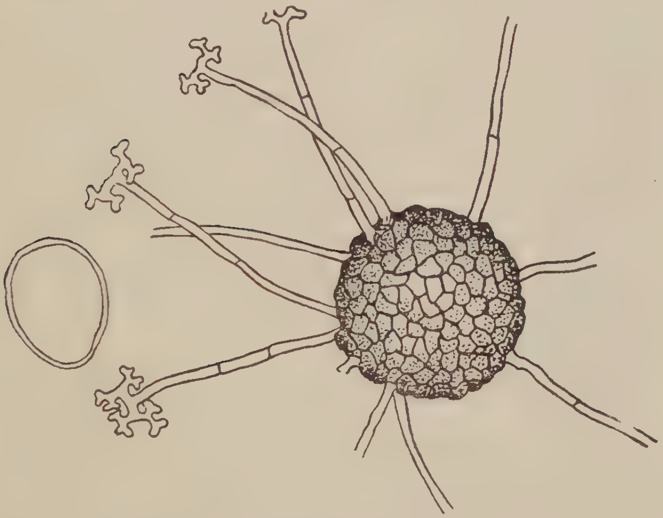


Рис. 6. ***Podosphaera oxyacanthae*** (DC.) De Bary f. ***cydoniae*** Mauriz.

Rosaceae — Pirus

3) f. **piri** mihi.

Грибница на обеих сторонах листа, преимущественно на верхней, в виде обильного мучнисто-паутинистого сероватого налета, исчезающего ко времени вызревания клейстокарпиев.

Конидии эллипсоидальные, $22—34 \times 11—14$ μ.

Клейстокарпии преимущественно на нижней стороне листа, многочисленные, сгруппированные в неправильные разбросанные кучки, часто в массе располагающиеся вдоль главной жилки, темнокоричневые, почти черные, 75—100 μ в диаметре, с различными по величине и форме

многогранными клетками перидия, до 25 μ дли́ной. Придатки числом 5—14, расположенные радиально, коричневые, светлеющие к вершине, с грубыми бородавками по всей длине, с поперечными перегородками, в 1—2½ раза длиннее диаметра клейстокарпия (90—190 μ) и 6—8 μ толщиной, на вершине 2—4-, реже 5-кратно дихотомически разветвленные, с ветвями, отходящими почти постоянно под углом 120°, с конечными ветвями короткими (2—3 μ) и, как правило, закругленными и расширенными. Сумки широко эллипсоидальные или почти шаровидные, 50-60 μ в диаметре, без заметной ножки, с толстой, до 4 μ, оболочкой.

Споры числом по 5—8 в сумке, эллипсоидальные, часто несимметричные (неравнобокие), 16—25×10—14 μ.

На листьях *Pirus ussuriensis* Mat. — Дальневосточный край: г. Благовещенск, долина р. Сучан. На *P. communis* L. — Курская, Астраханская обл., Закавказье.

Примечание. Мы выделяем здесь особую форму на видах *Pirus*, хотя в литературе имеются указания на переход *P. oxyacanthae* f. *cydoniae* и f. *crataegi* на грушу. Экспериментальные материалы указывают на то, что груша, таким образом, может быть хозяином двух, по остальным признакам отличных друг от друга форм.

Развитие мучнистой росы на груше зарегистрировано в природе в нескольких случаях, как в конидиальной стадии, так и с образованием клейстокарпиев. Особенно интенсивное развитие мучнистой росы с довольно частой встречаемостью регистрируется по Дальнему Востоку на *P. ussuriensis*. Морфологические признаки клейстокарпиев, придатков и т. д. в этом случае обнаружены несколько отличные как от f. *crataegi*, так и от f. *cydoniae*. Думается, что здесь мы имеем дело с обособленной формой, хотя экспериментов по перекрестному заражению разных растений не проводилось. Вполне вероятно предположить также, что *P. communis*, будучи достаточно восприимчивым к мучнистой росе растением, может заражаться одновременно разными формами, но это не говорит еще о том, что форма с груши также может заражать другие растения.

Rosaceae — Prunus

4) f. **pruni** Jacz. Ячевский, Мучн.-росян. гр. (1927) 118.

Сальмон (Salmon, 1900) указывает, что в Сев. Америке на видах *Prunus* (*Prunoideae*) встречаются только *Podosphaera oxyacanthae*. В частности, этот вид считается вредоносным для *Persica vulgaris*. В то же время в Европе на *Prunoideae* известен только *Podosphaera tridactyla*. Блумер (Blumer, 1933) указывает, что на вишнях — *Prunus americana*, *P. cerasus*, *P. avium*, *P. virginiana* и *Prunus* sp. (*Cerasus vulgaris*) — в Америке встречается *Podosphaera amelanchieris*.

II. Sectio Capitulata

Придатки расположены на вершине клейстокарпия в виде более или менее узкого пучка и прямо приподнимаются кверху либо веерообразно раскинуты. Придатки одного клейстокарпия разной длины, с конечной разветвленной частью, расположенной у разных придатков в разных ярусах.

1. ВИДЫ СПЕЦИАЛИЗИРОВАННЫЕ, ВСТРЕЧАЮЩИЕСЯ НА РАСТЕНИЯХ ОТДЕЛЬНЫХ РОДОВ

Rosaceae — Amygdalus

8. **Podosphaera pruni ulmifoliae** Golov. Головин, Новые виды грибов Ср. Азии, Тр. Среднеазиатск. Гос. унив. нов. сер. XIV, биолог. науки, кн. 5 (1950) 5. (Рис. 7).

Грибница паутинистая, на обеих сторонах листа, исчезающая.

Клейстокарпии беспорядочно разбросанные, 70—100 μ в диаметре, с изодиаметрическими или иногда удлиненными и извилистыми клетками перидия до 16 μ длиной. Придатки числом 4—6, располагающиеся на вершине клейстокарпия, коричневые у основания и на вершине бесцветные, с ясно заметными поперечными перегородками, 4—6-кратно на концах правильно дихотомически разветвленные, с образованием 3 равных углов, бородавчатые по всей длине, до 200 μ длиной, с ветвями первого порядка 5.8—34.8 μ и второго порядка 2.32—6.96 μ длиной. Конечные ветви короткие, закругленные. Сумки эллипсоидальные, 65—74×61—64 μ.

Споры в сумках числом 6—8, эллипсоидальные, 14—18×12—14 μ.

На листьях *Amygdalus ulmifolia* (Franch) M. Pop. (*Prunus ulmifolia* Franch.). — Киргизская ССР: Базар-Курганский район, Арсланбоб.

Рис. 7. *Podosphaera pruni ulmifoliae* Golov.

Rosaceae — Malus

9. **Podosphaera leucotricha** (Ell. et Ev.) Salmon, Mem. Torr. Bot. Club, 9 (1900) 40; Saccardo, Syll. Fung. IX (1891) 365; Потебня, Гриб. параз. (1915) 216; Ячевский, Мучн.-росян. гр. (1927) 120; Blumer, Die Erysiphac. Mitteleurop. (1933) 148.

Syn.: *Sphaerotheca leucotricha* Ellis et Everhart, Journ. Mycol. 4 (1888) 58. — *Sphaerotheca mali* Burill in Ellis et Everhart, North. Amer. Pyren. 6 (1892). — *Albugo leucotricha* (Ell. et Ev.) Kuntze, Rev. Gen. Plant. 3 (1892) 442. — *Oidium farinosum* Cooke, Grevillea, 16 (1870) 10. (Рис. 8).

Грибница обильная в виде белого, затем слегка желтоватого мучнистого налета на верхней и нижней сторонах листа, на черешках и побегах.

Конидии эллипсоидальные, в цепочках (*Euoidium*), 19—30×9—17 μ.

Биометрические измерения конидий были проведены Бувэнс (Bouwens, 1924), которая дает следующие цифры. На *Pirus malus* L.: средние размеры 24.36—25.24—25.62—26.04—26.31—26.68—27.63×17.27—16.52—16.38—16.14—15.85—15.56—15.16 μ; отношение длины конидий к ширине 1.69—1.67—1.66—1.65—1.62—1.51—1.49; вершины кривой по длине конидий 24—24—24 μ и 26—26—26—26—28 μ, по ширине 16—16—16 и 18—16—16—16 μ. На *Pirus communis* L.: средние размеры 25.19—24.11×15.74—15.70—15.23 μ; отношение длины к ширине 1.60—1.58—1.54; вершина кривой по длине конидий 24—24—26 μ и по ширине 16—16—16 μ.

Клейстокарпии, развивающиеся на листьях и ветвях, шаровидные или слегка грушевидные, темнокоричневые, 75—90 μ (по Ячевскому 75—100 μ) в диаметре, с более или менее развитыми, округлыми или угловатыми клетками перидия, 10—16 μ в диаметре. Придатки, расположенные в верхней части клейстокарпия узким раскидистым пучком, числом 3—12 (чаще 3—7), удлиненные, нитевидные, в молодости с поперечными перегородками, яркокоричневые, кверху почти бесцветные, в 2—9 раз длиннее диаметра клейстокарпия (150—850×6—10 μ), простые или реже вильчато 1—2-кратно разветвленные, часто слегка вздутые на вершине. У основания клейстокарпиев почти постоянно сохраняются обрывки питающего мицелия. Сумка округлая или коротко эллипсоидальная, 55—70×45—50 μ.

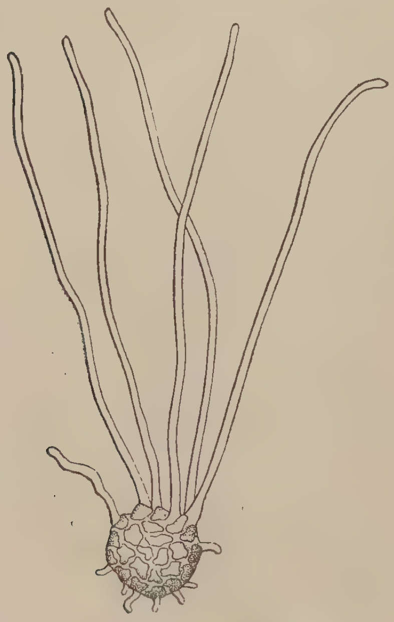


Рис. 8. *Podosphaera leuocotricha* (Ell. et Ev.) Salm.

Споры числом 8, эллипсоидальные, 22—26×12—14 μ.

На видах *Malus* и *Pirus* повсеместно, особенно ранним летом в густых садах, в затенении и в условиях горных зарослей. Образование клейстокарпиев у описанного вида весьма непостоянно.

Форма распространена в Зап. Европе и в Японии.

В пределах СССР Ячевский указывает следующие местонахождения: на *Pirus malus* L. — бассейн р. Невы, Курская, Харьковская, Воронежская, Тамбовская, Ульяновская, Киевская, Волынская, Астраханская области; Приднепровье, Крым, Закавказье, Приморский край; на *Pirus malus* L. var. *sibirica* — Приморский край; на *P. communis* L. — Воронежская обл.

Примечание. Экономическое значение поражения листьев и побегов яблони мучнистой росой в ряде случаев является весьма ощутимым. В культурных садах с достаточно хорошим уходом вредоносность мучнистой росы почти не ощутима, однако в отдельных случаях, особенно на деревьях, находящихся в силу тех или иных условий в затенении, мучнистая роса может нанести весьма заметный ущерб, поражая из года в год молодые побеги, лишая деревья прироста и часто плодоношений. В отдельных случаях описывается поражение плодов как груши, так и яблони.

Особенно интенсивно поражаются молодые деревья или молодой прирост. Заболевание особенно вредоносно в питомниках. Листья скручиваются, усыхают и опадают, побеги буреют и засыхают.

Клейстокарпии у описанного вида развиваются далеко не постоянно. Видимо, как на это указывали и ранние исследователи, грибница в этих случаях зимует в почках зараженных побегов и в следующую весну переходит на развивающиеся листья молодого прироста. В последующем это было доказано экспериментально рядом исследователей.

Развитие клейстокарпиев, сумок и спор было тщательно изучено Н. А. Бессоновым (1914). Бессонов нашел, что развитие плодовых тел, сумок и спор у этого вида происходит в общем виде так же, как и у дру-

гих *Erysiphaceae*. Однако ближе всего эти процессы обнаруживаются у *Podosphaera oxyacanthae*. Для *P. leucotricha* Бессонов описывает и некоторые особенности. При образовании аскоспор, находящиеся в сумке цилиндрические двуядерные тельца в количестве четырех, которые Бессонов называет проспорами, делятся перетяжкой не как обычно — в экваториальной плоскости, а вдоль — по длине клетки, т. е. перпендикулярно экватору. С этой стороны *P. leucotricha* представляет известный интерес, являясь редкой хиастоформой среди сумчатых грибов и приближающейся к хиастоформам базидиальных грибов.

Podosphaera leucotricha паразитирует главным образом на видах *Malus*, но имеются указания и на поражение видов *Pirus*. Шкориц (Skoric, 1926) экспериментально доказал переход мучнистой росы с яблони на грушу.

При отсутствии клейстокарпиев нередко решить вопрос о принадлежности гриба к *P. leucotricha* или *P. oxyacanthae* на грушах затруднительно.

По биометрическим изменениям конидий, которые были проведены многими авторами (Laubert, 1920; Bouvens, 1927; Maurizio, 1927b; Savulescu u. Sandu-Ville, 1929), лучшими отличительными признаками являются не величина конидий, а отношения длины конидий к их ширине. У *P. leucotricha* отношения колеблются в пределах 1.5—1.6, в то время как у *P. oxyacanthae* эти отношения равны 1.8—2.0. У *P. leucotricha* в большинстве случаев имеются простые придатки или, относительно редко, вильчато или слабо дихотомически разветвленные на концах. По этой причине этот вид нередко относили и теперь еще относят (Наумов, 1952) к роду *Sphaerotheca*. Сходство этого вида с видами *Sphaerotheca* подчеркивается часто наличием обрывков гиф питающего мицелия, которые сохраняются у основания клейстокарпиев и описываются нередко как придатки. Происхождение этих, напоминающих придатки обрывков гиф иное и придатками их называть нельзя, поскольку они не являются выростами клеток перидия клейстокарпия. Кроме того, важным признаком, позволяющим безусловно отнести этот вид к роду *Podosphaera*, является характер расположения придатков — узким пучком у вершины клейстокарпиев, как у *P. tridactyla*, что для *Sphaerotheca* не характерно. Вторым признаком, хотя и редко встречающимся, следует считать характер ветвления придатков, которое всегда, если это ветвление имеется, правильно дихотомическое.

Специализация *P. leucotricha* изучалась Маурицио (Maurizio, 1927) и Шкориц (Skoric, 1926). Первому не удалось заразить конидиями с яблони — *Pirus malifolia*, *P. Bollvilleriana*, *Bollvilleria auricularis*, *Pirus communis*, *Crataegus oxyacantha* и *Cydonia vulgaris*. Однако Шкориц сообщает об удачном заражении *Pirus communis*.

Rosaceae — Prunus

10. **Podosphaera pruni** Golov. Головин, Бот. матер. Отд. споров. раст. IX, (1953) 117.

Грибница паутинистая или пленчатая, преимущественно на листьях или и на побегах, впоследствии разрушающаяся и имеющая вид клочковатого налета.

Конидии эллипсоидальные или почти цилиндрические, 17—20×
×7—11 μ.

Клейстокарпии, встречающиеся исключительно на побегах, обычно скученные в небольшие группы, темнокоричневые, 55—65 μ в диаметре,

с хорошо различимыми, многогранными неправильными или изогнутыми клетками перидия, до 15 μ длиной. Придатки числом 3—8 или иногда только 1 (очень редко), расположенные веерообразным пучком на вершине клейстокарпия, коричневые почти по всей длине или светлеющие в верхней части, прямые, на вершине не разветвленные или с закругленным концом или на вершине булавовидно расширенные или с концом, ослизнившимся в шаровидно суживающуюся массу с неровными контурами, грубо бородавчатые (пектиновые участки) по всей длине, в 2—3 раза длиннее диаметра клейстокарпия (до 210 μ) и 6—8 μ толщиной, толстостенные, с хорошо различимыми или неясными перегородками. У основания клейстокарпиев всегда имеются обрывки гиф питающего мицелия, которые иногда также называются придатками клейстокарпиев. Сумки широко эллипсоидальные или яйцевидные, 38—55×35—44 μ, иногда суживающиеся у основания в слабо выраженную ножку.

Споры числом по 6—8 в сумке, эллипсоидальные, 10—15×6—10 μ.

На листьях и ветвях *Prunus* (*ussuriensis* Kov. et Kost.) (*Prunus triflora* Roxb.). — Окрестности Владивостока, долина р. Лянгал.

Описываемый вид весьма близок к *Podosphaera leucotricha* Salm.

Сходство в характере налета грибницы на поверхности листьев и ветвей, в реакции питающего растения — в виде измельчания и деформации листьев, в образовании клейстокарпиев, преимущественно на ветвях, в виде скученных групп, образующих на ветвях коричневые или черноватые скопления и, что особенно важно, в расположении, форме и характере развития придатков, которые в этом случае, как и у *P. leucotricha* остаются неразветвленными на концах, — было настолько ясным, что при анализе имеющегося у нас образца появились сомнения в правильности определения питающего растения.

Однако знаток дальневосточных видов плодовых В. Н. Васильев, проверивший правильность определения субстрата, высказал твердое убеждение, что имеющийся образец безусловно не *Malus*, а наиболее вероятно *Prunus ussuriensis* Kov. et Kost.

Вместе с тем тщательное сравнение гриба на нашем образце с *Podosphaera leucotricha* позволяет обнаружить и значительные различия между этими грибами при их значительном сходстве. Прежде всего гриб на *Prunus ussuriensis* отличается от *Podosphaera leucotricha* меньшими размерами во всех своих частях (табл. 1).

Таблица 1

	Podosphaera leucotricha	*Podosphaera pruni*
Конидии	22—27 × 14—17 μ	17—20 × 7—11 μ
Клейстокарпии	72—100 μ	55—65 μ
Придатки	Числом 3—12, в 3—6 (8) раз длиннее диаметра клейстокарпия и 6—10 μ толщиной	Числом (1) 3—8, в 2—3 раза длиннее диаметра клейстокарпия и 6—8 μ толщиной
Сумки	55—70 × 45—55 μ	38—55 × 35—44 μ
Споры	Числом 8; 22—25 × 12—15 μ	Числом 6—8; 10—15 × 6—10 μ

Кроме того, отличия заключаются и в сравнительной длине придатков, которые у *P. leucotricha* достигают (по Ячевскому) 850 μ длины, или в 3—6—8 раз длиннее диаметра клейстокарпия. У *P. pruni* при-

датки значительно короче, не длиннее 210 μ, или только в 2—3 раза длиннее диаметра клейстокарпия. Следует отметить, что разветвлений придатков у *P. pruni* нам обнаружить не удалось ни в одном случае. Вместе с тем концы придатков у *P. pruni* очень характерны тем, что они легко ослизняются и расплываются в бесформенную массу с очень неясными контурами, в то время как придатки у *P. leucotricha* на вершине закругленные и часто дихотомически разветвленные. Отличия заключаются и в количестве спор в сумке: у *P. leucotricha* 8 аскоспор; у *P. pruni* — 6—8 аскоспор.

Salicaeae — Salix

11. **Podosphaera Schlechtendalii** Lév. Ann. Sci. Nat. III sér. 17 (1851) 137.

Грибница и конидиальные спороношения в виде разрушающегося и исчезающего налета на нижней поверхности листовой пластинки.

Клейстокарпии легко отрывающиеся от материнской грибницы и образующие хлопьевидные, коричневые скопления, легко отрывающиеся от субстрата. Клейстокарпии 77—90 μ в диаметре, с клетками перидия 10—15 μ в диаметре. Придатки, располагающиеся узким пучком на вершине клейстокарпия, числом 5—12, чаще 6—10, у основания коричневые и на концах бесцветные, различной длины, в 6—16 раз длиннее диаметра клейстокарпия, на концах 1—3-кратно дихотомически разветвленные, с ветвями утолщенными, загнутыми назад и закругленными. Сумки 70—84×65—75 μ, широко эллипсоидальные.

Споры числом 8, иногда несколько согнутые, 20—28×12—15 μ.

Вид впервые был описан Левейе (Léveillé) в 1851 г., в окрестностях Парижа на листьях *Salix viminalis* L. и *S. alba* L. Позже он был найден Спешневым (1869) в Грузии (Кахетия) на *Salix* sp. на заливных островах долины Алазани. Затем его обнаружили в Германии и, наконец, в 1929 г. в Швейцарии.

2. ВИДЫ МНОГОЯДНЫЕ, ВСТРЕЧАЮЩИЕСЯ НА РАЗЛИЧНЫХ ПРЕДСТАВИТЕЛЯХ СЕМ. ROSACEAE (на PRUNOIDEAE)

Rosaceae

12. **Podosphaera tridactyla** De Bary, Morph. u. Physiol. Pilze, I (1870) 48.

Syn.: *Alphitomorpha tridactyla* Wallroth, Fl. Crypt. Germ. II (1833) 753.— *Alphitomorpha Brayana* Voith. Flora, XXI (1870) 475. — *Erysibe tridactyla* Rabenh. Deutsch. Krypt.-Fl. I (1844) 237. — *Erysibe Baryana* Rabh. ibid. — *Erysibe tridactyla* Desmazières, Ann. Sci. Nat. III sér. 3 (1845). 361. — *Podosphaera Kunzei* Léveillé (pro parte), ibid. 15 (1851) 135. — *Erysiphe tridactyla* Tulasne, Selecta Fung. Carp. I (1861) 201. — *Erysiphe oxyacanthae* var. *tridactyla* Salmon, Mem. Torr. Bot. Club, (1900) 36.

Грибница паутинистая или пленчатая, слабо развитая, исчезающая или разрушающаяся ко времени созревания клейстокарпиев. Конидии бочонковидные или эллипсоидальные, в коротких цепочках.

Клейтокарпии обычно на нижней стороне листьев, разбросанные, шаровидные, в среднем 100 μ в диаметре. Придатки числом 3—7, расположенные пучком на вершине клейстокарпия, у основания коричневые

и на вершине бесцветные, 150—400 ×7.5—13.5 μ, с несколькими, иногда плохо различимыми поперечными перегородками, 1—4-кратно дихотомически разветвленные, с относительно длинными и широко раскинутыми ветвями. Конечные ветви притупленные или закругленные. Сумки широко эллипсоидальные, почти шаровидные, 60—80 μ в диаметре.

Споры числом 8 в сумке, эллипсоидальные, 17—20×8—10 μ.

Вид широко распространен по всему европейскому и азиатскому континентам. *P. tridactyla* рассматривается в качестве сборного вида, распадающегося на ряд биологически обособленных форм, паразитирующих на растениях сем. *Rosaceae*. Биологическая специализация этих форм экспериментально не изучалась.

Блумер (Blumer, 1933) на разных видах *Prunus* (в нашем обзоре на разных видах *Prunoideae*) отмечает и разную величину клейстокарпиев: На *Prunus domestica* 81—90 μ, в среднем 85 μ; на *Laurocerasus officinalis* (*Prunus laucerasus*) 81—90 μ, в среднем 85 μ. На *Padus racemosa* (*Prunus padus*) 77—87 μ, в среднем 82 μ; на *Prunus domestica* (*Pr. insititia*) 74—86 μ, в среднем 80 μ; на *Armeniaca vulgaris* (*Prunus armeniaca*) 74—84 μ, в среднем 79 μ; на *Prunus spinosa* 73—83 μ, в среднем 78 μ.

Rosaceae — Armeniaca

1. f. **armeniacae** Jacz. Ячевский, Мучн.-росян. гр. (1927) 124.

Налет грибницы на обеих сторонах листа, преимущественно на нижней, слабо заметный, простирающийся главным образом вдоль жилок или по краям листа.

Конидии бочонковидные или эллипсоидальные, 19—23×8—12 μ.

Клейстокарпии на нижней стороне листовой пластинки, немногочисленные, разбросанные или чаще скученные в углах между главной и боковыми жилками, темнокоричневые, 80—82 μ в диаметре, с неправильными угловатыми, извилистыми, разнообразными клетками перидия до 25 μ длиной. Придатки числом 2—5, прямые или иногда коленчатоизогнутые, расположенные пучком у вершины клейстокарпия, как правило, разной длины, у основания слабо коричневые, с грубыми, редко расположенными бородавками, в 1—2.5 раза длиннее диаметра клейстокарпия и до 10 μ толщиной у основания, толстостенные (до 4 μ), с 1—3 часто неясными перегородками, на концах 2—5-кратно правильно дихотомически разветвленные, с ветвями, отходящими, как правило, под углом 60°, с ветвями первого порядка прямыми, 12—25 μ длиной и с конечными ветвями очень короткими, тупыми, 3—4 μ длиной. У основания клейстокарпиев сохраняется пучок материнских гриф в виде хорошо заметных обрывков. Сумка правильно шаровидная, толстостенная (до 3 μ), 55—65 μ в диаметре.

Споры числом по 8 в сумке, эллипсоидальные, 15—20×9—11 μ.

На листьях, иногда и на плодах *Armeniaca vulgaris* Lam. — Южное побережье Крыма; Украинская ССР: Киевская, Волынская обл.; Узбекская ССР: окр. Ташкента. На листьях *Armenica* sp. — Приморский край, долина р. Сучан.

Rosaceae — Cerasus

2. f. **cerasi** Jacz. Ячевский, Мучн.-росян. гр. (1927) 124.

На листьях *Cerasus* sp. — Узбекистан: Фергана.

Образцов не видел. В последние годы поражение вишни мучнистой росой не отмечалось. Блумер (Blumer, 1933) также указывал, что ему не приходилось видеть поражение вишни.

На вишнях в Америке встречается *Podosphaera amelanchieris* Maurizio.

На *Cerasus mahaleb* L. — Зап. Европа. На *C. erythrocarpa* (*Prunus prostrata*) — Таджикистан, Горный Зеравшан. На *C. glandulosa* (*Prunus japonica*). — Кавказское побережье Черного моря; Приморский край. (Придатки раскидистые, с длинными конечными ветвями, 300×7.5—9 μ. Сумки 72—78×60—69 μ. Споры числом по 6—8 в сумке, 18—24××12—15 μ).

Rosaceae — Laurocerasus

3) f. **laurocerasi** Jacz. Ячевский, Мучн.-росян. гр. (1927) 126.

Syn.: *Erysiphe Bertoloni* Roum. Rev. mycol. (1880) 174. — *Oidium laurocerasi* Pass. (по Ячевскому) — *Oidium Passerinii* Bertoloni (по Ячевскому). — *Oidium laurocerari* Kwar. (по Ячевскому).

В большинстве случаев встречается в виде налета грибницы в конидиальной стадии. Блумер (Blumer, 1922) указывает, что очень легко заражаются молодые листья, тогда как вполне развитые не поддаются заражению. Конидии (Maurizio, 1927) 20—28×12—15 μ. Клейстокарпии, по Блумеру, 81—90 μ, в среднем 85 μ в диаметре.

Семашко (Siemaszko, 1924) указывает, что *Oidium Passerinii* на Кавказе был распространен в массе, но в последующие годы почти совсем не отмечался.

Rosaceae — Padus

4) f. **padi** Jacz. Ячевский, Мучн-росян. гр. (1927) 126.

Налет грибницы белый, паутинистый на обеих сторонах листа, разрушающийся и исчезающий ко времени созревания клейстокарпиев.

Конидии эллипсоидальные или почти яйцевидные.

Клейстокарпии на обеих сторонах листа, немногочисленные, беспорядочно разбросанные или в небольших кучках, чаще скученные у главной жилки листа, ближе к основанию, 75—100 μ в диаметре, темнокоричневые, почти черные, с клетками перидия 10—20 μ длиной, довольно разнообразной формы. Придатки числом 4—5, реже только 3, расположенные раскидистым пучком на вершине клейстокарпия, прямые или дугообразно согнутые, темнокоричневые у основания и светлеющие к вершине, с поперечными перегородками, в 2—5 раз длиннее диаметра клейстокарпия (по Ячевскому 150—300 μ) и 7—14 μ толщиной у основания, на концах 2—6-кратно разветвленные с раскидистыми или более или менее компактными ветвями с конечными ветвями продолговатыми или укороченными, нередко разными на одном придатке. Обычно придатки у одного клейстокарпия различной длины и разветвления располагаются в разных ярусах. Сумка одна в клейстокарпии. Шаровидная или сверху вниз слегка сдавленная, 70—75×63—77 μ, с оболочкой 3—4 μ толщиной.

Спор в сумке 8, эллипсоидальных, 24—30×14—20 μ.

На листьях *Padus racemosa* (Lam.) C. K. и *Padus* sp. — Балтийское побережье; бассейн р. Невы; Северо-Зап. обл.; Вологодская, Кировская, Калужская, Тульская, Курская, Воронежская, Уфимская, Томская, Енисейская, Иркутская, б. Забайкальская области.

Rosaceae — Prunus

5. f. **pruni** Golov. (рис. 9).

Syn.: *Podosphaera tridactyla* De Bary f. *pruni communis* Jacz.,— *P. tridactyla* De Bary f. *divaricata* Jacz. — *P. tridactyla* De Bary f. *pruni dome-*

sticae Jacz. — *P. tridactyla* De Bary *f. insititiae* Jacz. Ячевский, Мучн.-росян. гр. (1927) 125.

Налет грибницы белый, мучнисто-паутинистый, на обеих сторонах листа, более заметный на верхней, вначале пятнами или по жилкам, затем охватывающий почти всю пластинку.

Конидии бочонкообразные или эллипсоидальные, 20—28×12—15 μ.

Клейстокарпии преимущественно на нижней стороне листа, беспорядочно разбросанные или скученные, темнокоричневые, часто обусловливающие коричневый налет, 80—90 μ в диаметре, с крупными, хорошо различимыми клетками перидия, до 18 μ длиной. Придатки прямые или изогнутые, числом 4—6—9, реже 3, в виде узкого пучка, в 2—4 раза, иногда до 6 раз, длиннее диаметра клейстокарпия, всегда разной длины у одного клейстокарпия (до 450 μ), с разветвлениями, расположенными в разных ярусах, и до 10 μ толщиной у основания, коричневые до половины их длины, на вершине 3—4-кратно дихотомически разветвленные, с ветвями первого порядка 10—28 μ длиной, отходящими под прямым углом или под углом 120°, и с закругленными конечными ветвями, 2—4 μ длиной. Сумка толстостенная (до 4 μ), 50—60 μ в диаметре или иногда 40—50×60—65 μ.

Рис. 9. *Podosphaera tridactyla* De Bary f. *pruni* Golov.

Споры числом по 8 в сумке, эллипсоидальные, 17—20×8—10 μ (по Блумеру 16—22×8—12 μ).

На листьях *Prunus divaricata* Ldb. — Бывш. Волынская губ. (Луцк); Черноморское побережье Кавказа; Киргизия (Базар-Курганский район). (На этом виде чаще встречается *Uncinula prunastri* Sacc.). На *Pr. domestica* L. (incl. *Pr. insititia* L.). — Балтийское побережье, Курская, Воронежская, Черниговская, Киевская области, б. Подольская губ.; Закавказье; Черноморское побережье Кавказа. На *Pr. Salicina* Lindl. (*Pr. triflora* Roxb., *Pr. communis* Kom.). — Приморский край (по Ячевскому). На *Pr. spinosa* L. — Западная обл. (?) (по Ячевскому); Черноморское побережье (о. Джарилгач); Саратов; окр. Новочеркасска. (На этом виде чаще встречается *Uncinula prunastri* Sacc.).

ВИДЫ PODOSPHAERA, НЕ ИЗВЕСТНЫЕ В СССР

Hamamelidaceae — Hamamelis

13. **Podosphaera biuncinata** Cooke et Peck, Repr. New York State Museum, 25 (1873) 94; Journ. of Botany, I (1872) 11.

Грибница паутинистая, широко простирающаяся на обеих сторонах листа, сохраняющаяся.

Клейстокарпии 95—72 μ в диаметре. Придатки числом 4—15, в 2—5 раз длиннее диаметра клейстокарпия, без перегородок, бесцветные или

слегка коричневые у основания, расположенные радиально в экваториальной полости, 1—2-кратно на концах разветвленные, с длинными загнутыми конечными ветвями. Сумка на короткой ножке (иногда сумок по 2 в клейстокарпии), 45—50×40—48 μ.

Споры числом 8, эллипсоидальные, 20—24×11—13 μ.

На листьях *Hamamelis virginiana* L. — В Сев. Америке, Канаде.

Род **Microsphaera** Leveillé

Ann. Sci. Nat. III sér. 15 (1851) 154, 381.

Грибница и конидиальные спороношения в виде более или менее хорошо заметного, обычно паутинистого налета, реже уплотняющегося до почти войлочного, сохраняющегося или исчезающего.

Конидии типа *Pseudoidium*, эллипсоидальные или цилиндрические.

Клейстокарпии шаровидные или снизу вдавленные, с толстостенными клетками в верхней части перидия и с тонкостенными клетками — в нижней. Придатки, располагающиеся по экватору клейстокарпия, приподнимающиеся радиально кверху, не переплетающиеся с грибницей, жесткие, прямые или дугообразно изогнутые, на вершине дихотомически разветвленные, часто повторно, с конечными ветвями прямыми или загнутыми назад. Сумки в небольшом числе в каждом клейстокарпии.

Споры числом по 3—8 в сумке.

Примечание. Род *Microsphaera* впервые был установлен Левейе (Léveillé) в 1851 г. в его работе «Organisation et disposition métodique des espèces qui composent le genre Erysiphe» вначале под названием *Calocladia* (стр. 154), которое затем, на стр. 381, заменено новым, сохранившим свое значение до нашего времени — *Microsphaera*. Название *Calocladia* Lév. было самим же автором заменено на *Microsphaera*, имея в виду, что *Calocladia* в свое время было использовано Гревилле для одного из родов водорослей.

Род *Microsphaera* характерен прежде всего строением придатков клейстокарпиев, которые во многом сходны и часто идентичны придаткам *Podosphaera*, по крайней мере в признаках их дихотомического ветвления на вершине. Придатки у видов *Microsphaera* всегда радиальные, расположенные по экватору клейстокарпия, всегда прямо или дугообразно приподнимающиеся кверху, не переплетающиеся с вегетативным мицелием и отличающиеся от этого последнего. Блумер (Blumer, 1933) включает в род *Microsphaera* виды *Trichocladia* как обособленную секцию рода, не признавая самостоятельного значения рода *Trichocladia*, но отмечая все же существенные различия между *Microsphaera* (по Блумеру секция *Calocladia*) и *Trichocladia*. С таким мнением Блумера согласиться трудно, учитывая, что виды *Trichocladia* отличаются от *Microsphaera* морфологически и экологически.

На основании ряда соображений, высказанных при рассмотрении *Trichocladia*, род *Microsphaera* мы понимаем в ином содержании, чем это приводится у Блумера.

КЛЮЧ ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ *MICROSPHAERA*, ИЗВЕСТНЫХ В СССР

1. Конечные ветви придатков всегда прямые, удлиненные или короткие. Изогнутых конечных ветвей нет . . . . 2.
— Конечные ветви придатков более или менее согнутые . . . . . . 7.
2. Ветви придатков первого и второго порядков укороченные. Разветвленная часть придатков всегда компактная, в силу сближенных разветвлений . . . . 5.

— Ветви первого и второго порядков более или менее удлиненные, разветвления придатков в силу этого раскидистые . . . . . . 3.
3. Придатки короткие, не длиннее диаметра клейстокарпия . . . . 13. *M. cladrastridis*.
— Придатки длиннее диаметра клейстокарпия . . . . 4.
4. Придатки в 1—1.5 раза длиннее диаметра клейстокарпия. . . . . 7. *M. Van Bruntiana*.
— Придакти в 2—3 раза длиннее диаметра клейстокарпия 1. *M. berberidis*.
5. Придатки по длине не превосходят диаметра клейстокарпия . . . 6.
— Придатки в 1—1.5 раза длиннее диаметра клейстокарпия . . . . 18. *M. grossulariae*.
6. Придатки числом 4—7, споры числом 3—6 в сумке. На растениях сем. *Crassulaceae* . . . . 9. *M. umbilici*.
— Придатки числом 5—10, споры числом 6 в сумке. На растениях сем. *Leguminosae* (*Caragana*) . . . . 12. *M. Palczewskii*.
7. Конечные ветви придатков всегда загнутые. Прямых конечных ветвей нет . . . . 8.
— Конечные ветви придатков или слабо загнутые, или разнообразные — имеются и прямые и согнутые ветви . . . . 13.
8. Придатки короткие, равные по длине диаметру клейстокарпия или очень немного длиннее . . . . 9.
— Придатки более длинные, в 1.5—2 и до 7 раз длиннее диаметра клейстокарпия . . . . 11.
9. На поверхности клейстокарпия имеются округлые, почти бесцветные, крупные, взбухающие и ослизняющиеся клетки . . . 4. *M. coryli*.
— Особых клеток, взбухающих и ослизняющихся, на поверхности клейстокарпиев нет . . . . 10.
10. Придатки 1—3-кратно разветвленные . . . . . . 11. *M. juglandis*.
— Придатки 3—6-кратно разветвленные . . . . . 19. *M. penicillata*.
11. Придатки в 2—7 раз длиннее диаметра клейстокарпия . . . . 16. *M. divaricata*.
— Придатки короче . . . . 12.
12. Придатки в 1—2 раза длиннее диаметра клейстокарпия. На поверхности клейстокарпиев имеются округлые, взбухающие клетки . . . . 8. *M. Hedwigii*.
— Придатки в 1—1.5 раза длиннее диаметра клейстокарпия. Взбухающих, округлых клеток на поверхности клейстокарпиев нет 2. *M. alni*.
13. Придатки короче диаметра клейстокарпия . . . . . 3. *M. betulae*.
— Придатки более длинные, длиннее диаметра клейстокарпия . . . 14.
14. Придатки длиннее клейстокарпия в 1—1.5 раза . . . . 16.
— Придатки более длинные . . . . 15.
15. Придатки в 1—2 раза, иногда до 3 раз длиннее диаметра клейстокарпия . . . . 5. *M. lonicerae*.
— Придатки в 2—6 раз (до 10 раз) длиннее диаметра клейстокарпия. . . . . 6. *M. Magnusii*.
16. Споры в сумках числом 2—5, иногда до 7 . . . . 17.
— Споры в сумках числом 4—8 . . . . 18.
17. Споры в сумках числом 2—7, придатки числом 7—12 . . . . 15. *M. syringae*.
— Споры в сумках числом 2—5, чаще 4, придатки числом 9—20 . . . . 17. *M. Friesii*.
18. Клейстокарпии 85—120 μ в диаметре. Придатки с постоянно утончающимися разветвлениями. Сумки числом 3—6 . . . . 14. *M. schizandrae*.

— Клейстокарпии 85—165 μ в диаметре. Придатки с ветвями более или менее равной толщины. Сумки числом 7—20. . . . . 10. *M. alphitoidis.*

1. СПЕЦИАЛИЗИРОВАННЫЕ ВИДЫ, ПАРАЗИТИРУЮЩИЕ НА ОПРЕДЕЛЕННЫХ РАСТЕНИЯХ

Berberidaceae — Berberis

1. **Microsphaera berberidis** (DC.) Lév. Ann. Sci. Nat. III sér. 15 (1851) 159. (Рис. 10).

Syn.: *Erysiphe berberidis* DC. Flore Française, II (1805) 275. — *Alphitomorpha penicillata* γ berberidis Wallroth, Verhandl. Berl. Gesell. Naturf. Freunde, I (1819) 40. — *Erysiphe divaricata* Schlecht. Flora Berol. II (1824) 169. — *Erysiphe penicillata* var. *berberidis* Link, Willd. Sp. Pl. 6 (1824) 114. — *Erysiphe penicillata* var. *berberidis* Fries, Syst. Mycol. 3 (1829) 244. — *Podosphaera berberidis* (Lév.) Quélet, Champ. du Jura et des Vosges. III (1875) 106.

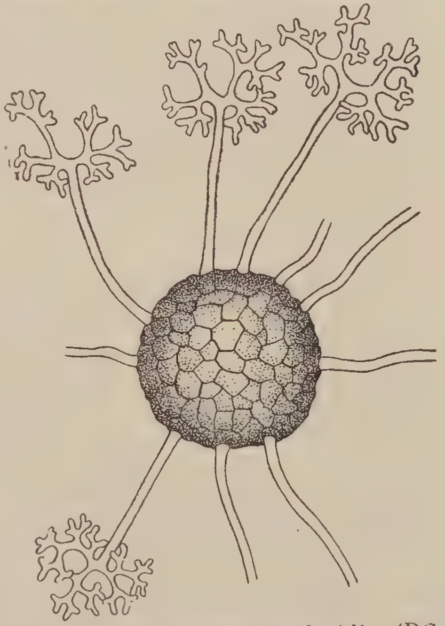


Рис. 10. *Microsphaera berberidis* (DC.) Lév.

Грибница и конидиальные спороношения на верхней и нижней сторонах листа, реже на ветвях и плодах в виде слабо развитого, паутинистого налета или реже в виде отдельных, сравнительно небольших пятен, обычно разрушающаяся и исчезающая ко времени созревания клейстокарпиев. Конидиальная стадия типа *Pseudoidium.*

Конидии цилиндрические или эллипсоидальные, 22—32×8—11 μ. Клейстокарпии разбросанные или в небольших группах, 70—120 μ в диаметре, с многогранными правильными мелкими клетками перидия, 10—15 μ в диаметре или иногда удлиненными до 26 μ. Придатки, располагающиеся экваториально, числом 5—15 или иногда до 20, бесцветные, с тонкими стенками, без перегородок, дугообразно приподнимающиеся кверху, в 1—3 раза, в большинстве случаев в 2 раза, длиннее диаметра клейстокарпия (до 280 μ) и 4.5—7 μ толщины, на концах 2—4- иногда 5—6-кратно дихотомически разветвленные, часто неправильно. Ветви первого порядка 7—25 μ длиной и 3.5 μ толщиной, всегда прямые. Конечные ветви короткие, часто едва намечающиеся, прямые и притупленные, не загнутые назад. Сумки числом 4—9, иногда до 12 в клейстокарпии, продолговато-яйцевидные, обычно на коротких, но хорошо заметных ножках, 22—65×25—40 μ.

Споры числом 3—6, обычно 4—5, эллипсоидальные, 16—25×9—15 μ.

На *Berberis chinensis* Poir. — Грузинская ССР. На *B. heteropoda* Schrenk. — Таджикская ССР. На *B. lucida* Schrenk. — Балтийское побережье. На *B. Neuberti* Hort. — Балтийское побережье. На *B. oblonga* (Rgl.) Schneid. — Киргизская ССР. На *B. sanguinolenta* Schrad. — Бал-

тийское побережье. На *B. vulgaris* L. — Широко распространен в Европейской и Азиатской частях Советского Союза. На *Berberis* sp. — В Средней Азии.

Общее распространение: Зап. Европа, Малая Азия, Япония.

Примечание. Видимо, вид относительно изменчивый на разных видах *Berberis* и в разных экологических условиях как относительно размеров клейстокарпиев, так и длины и характера ветвления придатков. Эти последние обычно 2—4-кратно разветвлены, на *B. oblonga* нами наблюдались 5—6-кратно разветвленные придатки. Число спор в сумках столь же изменчивый признак. Левейе (Léveillé, 1851) описывает 6—8-споровые сумки, Ячевский — 4—6-споровые. Савулеску и Санду-Вилле — 6—7-споровые, Блумер — 3—5-споровые. Мы наблюдали часто 4—6-споровые сумки.

Ячевский (1927) на *Mahonia aquifolium* L. (в Англии) выделяет особую f. *mahoniae*. Это в известной степени подтверждается и Блумером, который указывает, что размеры клейстокарпиев на *Mahonia* несколько мельче, чем на *Berberis vulgaris*: на *Mahonia aquifolium* 75—125 μ, чаще 90—97 μ, в то время как на *Berberis vulgaris* 75—130 μ, чаще 100 μ. Однако учитывая значительную изменчивость вида и отсутствие экспериментов по перекрестному заражению растений, мы не видим достаточных оснований для выделения f. *mahoniae*.

Betulaceae — Alnus

2. **Microsphaera alni** (Wallr.) in Rabenh. Krypt.-Fl. 2 (1887) 38.

Syn.: *Alphitomorpha penicillata* var. *alni* Wallr. Schlecht, Verhandl. Berl. Gesell. Naturf. Freunde, I (1819) 40. — *Alphitomorpha alni* Wallr. Ann. Wetterauischen Ges. d. Ges. Naturk. I (1919) 287. — *Erysiphe alni* Tulasne. Selecta Fung. Carp. I (1861) 163. — *Microsphaera penicillata* (Wallr.) Lév. f. *alni* Jacz. Ячевский, Мучн.-росян гр. 1927) 348.

Грибница и конидиальные спороношения на обеих сторонах листьев в виде паутинистого налета, исчезающего ко времени вызревания клейстокарпиев, или иногда на верхней стороне листа, сохраняющегося в виде ограниченных округлых неправильных белых пятен.

Клейстокарпии на обеих сторонах листа, преимущественно на нижней, разбросанные, редко образующиеся на белых пятнах мицелия, 75—100 μ в диаметре, чаще 85 μ, с клетками перидия 9—25 μ в диаметре. Придатки числом 5—20, чаще 8—12, дугообразно приподнимающиеся, у основания коричневые, с поперечными перегородками, в 1—1.5, редко в 2 раза, длиннее диаметра клейстокарпия и 6—9 μ толщиной у основания, на вершине 3—6-кратно дихотомически разветвленные, с короткими, компактно расположенными ветвями, образующими разбухающую пластинку, с конечными ветвями короткими, расширенными, загнутыми крючком назад. Сумки числом 3—5, чаще 4, 45—60×30—45 μ, на коротких ножках.

Споры числом 6—8, чаще 8 или иногда 7, 17—24×11—14 μ, эллипсоидальные или иногда неравнобокие.

На *Alnus glutinosa* Gaertn. — Бассейн р. Невы; Новгородская, Московская, Псковская, Смоленская, Киевская области; Закавказье. На *Al. incana* (L.) Moench. — Всюду в Еропейской части Советского Союза. На *Alnus* sp. — Чернорморское побережье Кавказа.

Общее распространение: повсюду.

Примечание. Ячевский (1927) рассматривает этот вид в качестве специализированной формы *Microsphaera penicillata*. Однако это довольно

хорошо обособленный вид, хорошо отличающийся от других видов *Microsphaera* по характерным ветвлениям придатков, величине клейстокарпиев, количеству придатков и количеству спор в сумках и другим признакам, которые в совокупности очерчивают вид как таковой.

Betulaceae — Betula

3. **Microsphaera betulae** Magnus Ber. Deutsch. Bot. Gesellch. XVI (1898) 68. (Рис. 11).

Syn.: *Microsphaera penicillata* (Wallr.) Lév. Ann. Sci. Nat., III sér. 15 (1851) 155 (pro parte) — *Microsphaera Friesii* Lév. f. *betulae pubescentis* Thuem. Herb. Myc. Oec. 374. — *Microsphaera penicillata* f. *betulae* Potebnia, Потебня, Грибы Харьковск. и смежн. губ. (1915) 243. — *Microsphaera alni* Wint. Rabenh. Krypt.-Fl. 2 (1887) 38 (pto parte).

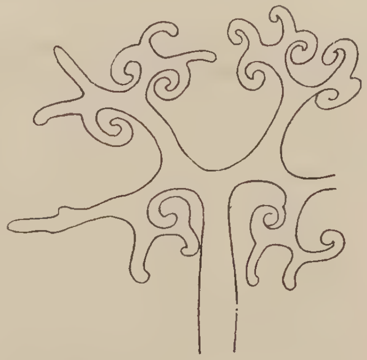


Рис. 11. *Microsphaera betulae* Magnus.

Грибница и конидиальные спороношения на нижней и верхней сторонах листа, слабо развитая, в виде паутинистого налета, обычно разрушающаяся, но иногда сохраняющаяся в виде ограниченных пятен преимущественно на верхней стороне листа.

Конидиальная стадия типа *Pseudoidium*.

Клейстокарпии разбросанные или в более или менее значительных группах на обеих сторонах листа, обычно в больших количествах, 66—69 μ в диаметре, с неправильными многогранными клетками перидия, 10—13×20—25 μ. Придатки в небольшом количестве, 8—10 или иногда только 4, или до 17, расположенные радиально, дугообразно приподнимающиеся кверху, жесткие, бесцветные или у основания слегка коричневые, очень короткие, едва достигающие длины диаметра клейстокарпия (50—70 μ длиной) или иногда немного длиннее, на концах 3—5-кратно дихотомически разветвленные, с неправильными ветвями разной длины, с конечными ветвями короткими, едва обратно изогнутыми или иногда спирально закрученными. Сумки числом 4—6 или иногда 2—3, эллипсоидальные или широко эллипсоидальные, 45—60×30—45 μ, без ясно выраженной ножки.

Споры числом по 4—6 в сумке, эллипсоидальные, 18—22×10—15 μ.

На *Betula alba* L. — Широко распространен в Европейской части СССР. На *B. humilis* Schrank. — Башкирская АССР. На *B. microphylla* Bunge. — Вост. Сибирь. На *B. pubescens* Ehrh. — Повсеместно в Европейской части СССР; в вост. Казахстане. На *Betula* sp. — Новгородская, Московская, Калужская, Пензенская, Харьковская, Смоленская, Томская, Иркутская области; Татарская АССР; Грузинская ССР.

Общее распространение: Зап. Европа, Сев. Америка.

Примечание. Один из наиболее широко распространенных видов *Microsphaera* и вместе с тем очень характерный короткими придатками клейстокарпиев. Последний признак позволяет легко его отличать от *M. penicillata*, к кругу форм которого его относил в свое время Сальмон и некоторые другие авторы.

Вид интересен и тем, что в клейстокарпиях здесь имеется небольшое количество сумок, часто 4—3 и даже только 2, это обстоятельство влечет за собой отнесение данного вида к *Podosphaera*.

В отдельных случаях встречаются образцы с придатками немного длиннее клейстокарпия и с конечными ветвями не только согнутыми, но и спирально закрученными (образец из Заилийского Алатау Казахской ССР). В данном случае этот вид приближается к *M. penicillata*.

Интересно отметить встречаемость на этом образце одновременно двух разных видов *Erysiphaceae* — *Phyllactinia saffulta* и *Microsphaera betulae*. При этом преимущественное развитие имеет первый, тогда как второй встречается в виде небольших ограниченных островков. Оба гриба растут отдельно друг от друга, перехода одного из них в зону, занятую другим, нет.

Betulaceae — Corylus

4. **Microsphaera coryli** Jacz. Ячевский, Мучн.-росян. гр. (1927) 350, sub *Microsphaera penecillata* Lév. f. *coryli* Jacz.

Грибница на обеих сторонах листовой пластинки, преимущественно на верхней, в виде разной величины, неправильных, резко очерченных пятен, с хорошо развитым паутинисто-мучнистым налетом.

Клейстокарпии густо разбросанные на пятнах грибницы, преимущественно на верхней стороне листа, темнокоричневые, 70—110 μ в диаметре, с ясно заметными многогранными неправильными клетками перидия, 10—20 μ в диаметре, более мелкими и неправильными у основания и продолговатыми и крупными на верхней части, с округлыми бесцветными взбухающими многочисленными клетками, беспорядочно разбросанными по всей верхней половине клейстокарпия, 5—18 μ в диаметре, иногда сливающимися между собой и образующими венец вокруг клейстокарпия, несомненно служащими для прикрепления клейстокарпиев к новому субстрату.

Придатки числом 8—15, расположенные несколько ниже экватора, жесткие, прямо приподнимающиеся кверху (не изогнутые), по длине не превышающие диаметра клейстокарпия и 6—8 μ толщиной, бесцветные, без перегородок, с грубыми и редко расположенными бородавками (взбухающие участки), на вершине 3—5-кратно дихотомически разветвленные, с общей системой разветвлений в виде трапеции, расширенной кверху, с конечными ветвями прямыми и притупленными или закругленными, реже обратно загнутыми, короткими или удлиненными. Сумки числом 3—5, чаще 4 в клейстокарпии, широко эллипсоидальные или почти шаровидные, без ножек, 50—55×40—55 μ, с легко расплывающейся оболочкой.

Споры числом 8 в сумке, эллипсоидальные, часто неправильные от взаимного давления, заполняющие сумку полностью, 16—22×10—14 μ.

На листьях *Corylus heterophylla* Fisch. — Приморский край: долина р. Сучан, сел. Владимиро-Александровское.

Общее распространение: на видах *Corylus* в Сев. Америке и в Японии.

Примечание. Ячевский (1927) рассматривает описанный вид в качестве специализированной формы *Microsphaera penicillata*. Несомненно, что по ряду очень характерных признаков его следует рассматривать в качестве обособленного, хорошо морфологически очерченного вида. Характерным для него является наличие многочисленных крупных клеток, играющих роль органов прикрепления, покрывающих верхнюю

часть клейстокарпиев. Ветвление придатков и их строение стоят ближе к *M. lonicerae*, чем к *M. penicillata*. И, наконец, очень важным признаком является форма сумок и наличие ослизняющихся и расплывающихся оболочек у них. По этой причине часто из клейстокарпиев при полной их зрелости выдавливаются только споры без сумок.

В целом для вида характерно обилие взбухающего от влаги вещества, имеющегося на перидии клейстокарпия в виде крупных округлых клеток на оболочке придатков, где они располагаются от основания придатков и до конечных их разветвлений, уменьшаясь в размерах к концам придатков, и, наконец, в ослизняющихся и расплывающихся оболочках сумок.

Caprifoliaceae — Lonicera

5. **Microsphaera lonicerae** (DC.) Winter [in Rabenh. Krypt.-Fl. 20 (1884) 36. (Рис. 12).

Syn.: *Erysiphe lonicerae* DC. Flore Française, VI (1815) 107. — *Alphitomorpha divaricata* var. *lonicerae* Schlecht, Verhandl. Berl. Gesell. Naturf. Freunde, 1 (1819) 49. — *Erysiphe divaricata* var. *lonicerae* Link, Willd.

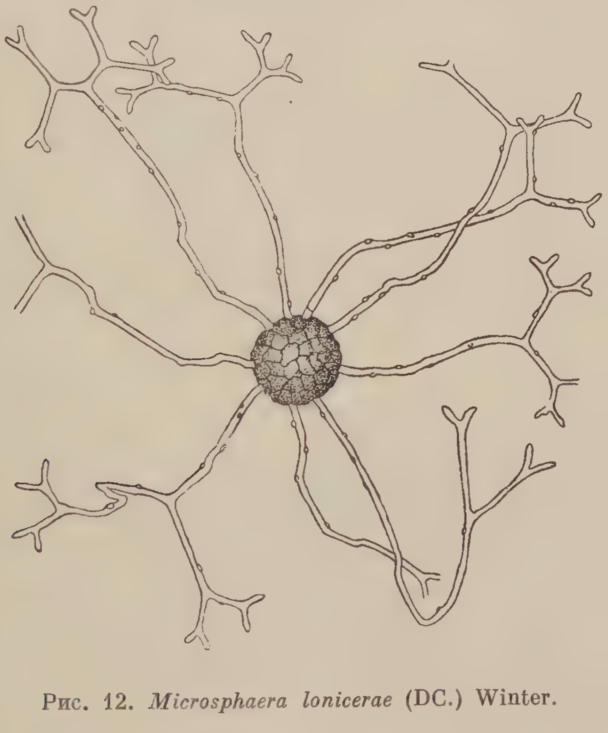


Рис. 12. *Microsphaera lonicerae* (DC.) Winter.

Sp. Pl. 6 (1828) 113. — *Erysiphe penicillata* var. *lonicerae* Fries, Syst. Mycol. 3 (1829) 244. — *Alphitomorpha penicillata* var. *caprifoliacearum* Wallroth, Fl. Crypt. Germ. II (1833) 754. — *Microsphaera Ehrenbergii* Lév. Ann. Sci. Nat. III sér. 15 (1851) 155. — *Microsphaera Dubyi* Lév. l. c. 158. — *Microsphaera alni* Wint. var. *lonicerae* Salmon, Mem. Torr. Bot. Club, 9 (1900) 143.

Грибница и конидиальные спороношения на обеих сторонах листа, преимущественно на верхней в виде паутинистого налета или в виде

отдельных пятен, сохраняющаяся. Конидии типа *Pseudoidium*, 30—41×11—14 μ.

Клейстокарпии разбросанные или в группах, на обеих сторонах листа, преимущественно на верхней, наиболее обильные вдоль жилок листа, снизу вдавленные, 60—100 μ в диаметре, с многогранными, более или менее правильными клетками перидия, 8—17 μ в диаметре. Придатки числом 5—22, иногда до 30, расположенные по экватору радиально или в верхней части клейстокарпия, бородавчатые по всей длине, у основания толстостенные и слегка коричневые, с неясными перегородками или без перегородок, в 1—2 раза или иногда до 3 раз длиннее диаметра клейстокарпия (80—300 μ) и 3—6 μ толщиной, 1—3- или иногда до 5-кратно дихотомически на концах разветвленные, с раскидистыми, часто изогнутыми ветвями первого порядка, до 60 μ длиной и конечными ветвями короткими или иногда удлиненными, прямыми или изогнутыми, реже загнутыми назад. Ширина всей системы ветвления до 140 μ. Сумки числом 2—8 в клейстокарпии, широко эллипсоидальные или почти шаровидные, без ножки или со слабо выраженной ножкой, 39—56×28—48 μ.

Споры числом 3—6, чаще 4—5, эллипсоидальные, 14—24×8—14 μ.

На *Lonicera arborea* Boiss. — Узбекская ССР; Киргизская ССР (Ферганский хребет); Туркменская ССР (Копет-Даг). На *L. caucasica* Pall. — Дагестанская АССР, Грузинская ССР. На *L. Chamissoi* Bunge. — Камчатка. На *L. fragrantissima* Lindl. — Грузинская ССР. На *L. orientalis* Lam. — Грузинская ССР. На *L. tatarica* L. — Балтийское побережье: бассейн р. Невы; Московская, Курская, Тульская, Воронежская, Саратовская, Астраханская области; Украинская ССР, Терская обл.; Татарская АССР. На *L. xylosteum* L. — Бассейн р. Невы; Калининская, Ярославская, Нижегородская, Смоленская, Могилевская, Калужская, Астраханская области. На *Lonicera* sp. — Бассейн р. Невы; Ростовская, Астраханская области; Украинская ССР; Грузинская ССР; Таджикская ССР (Туркестанский, Зеравшанский хребты).

Общее распространение: Зап. Европа, Япония.

Caprifoliaceae — Lonicera

6. **Microsphaera Magnusii** Blumer, Die Erysiphac. Mitteleurop. (1933) 299. (Рис. 13).

Syn.: *Microsphaera alni* (Wallr.) Lév. em. Salmon var. *divaricata* Salm. Mem. Torr. Bot. Club, 9 (1900) 146. — *Microsphaera lonicera* auct.

Грибница в виде очень бедного, слабо заметного, паутинистого или слегка мучнистого налета, на обеих сторонах листовой пластинки.

Клейстокарпии беспорядочно разбросанные, преимущественно на нижней стороне листа, мелкие, еле заметные, 80—95 μ в диаметре (по Блумеру 55—100 μ, наиболее часто 69—84 μ, в среднем 75 μ), с клетками перидия 15—25×10—20 μ. Придатки числом 7—15, в 2—6 раз длиннее диаметра клейстокарпия (по Блумеру до 10 раз) и 5—6 μ толщиной, иногда слегка извилистые или почти коленчатые, бесцветные или очень бледно окрашенные у самого основания, тонкостенные, с редко расположенными бородавками (взбухающие части) по всей поверхности, на вершине 2—4-кратно дихотомически разветвленные, с раскидистыми ветвями, в большинстве случаев правильными и, как правило, прямыми, с ветвями первого и второго порядка почти равной длины или вторичными и последующими укороченными ветвями и конечными укороченными и закругленными, изогнутыми, реже почти прямыми. Сумки числом 3—7, широко яйцевидные, 35—47×32—50 μ (в отдельных случаях

ширина сумки больше длины), [на очень коротких, почти незаметных ножках.

Споры числом 4—6, чаще 4—5, эллипсоидальные, 15—24×10—13 μ, иногда слегка изогнутые или неправильные.

На листьях *Lonicera stenanthera* A. Pojark. (*L. nigra* L.). — Казахстан: Заилийский Ала-Тау, Малое Алма-Атинское ущелье, 1400 м над ур. м.

Общее распространение: Зап. Европа.

Примечание. На разных видах *Lonicera* и в разных экологических условиях характер ветвления придатков у этого вида может в значительной степени варьировать. Иногда различного характера конечные разветвления — либо прямые, либо несколько загнутые, относительно короткие или удлиненные — можно обнаружить и на одном образце. В отдельных случаях и первичные ветви оказываются значительно укороченными и вся система ветвления становится очень компактной. В относительно редких случаях можно обнаружить и обратную загнутость как конечных, так и первичных ветвей.

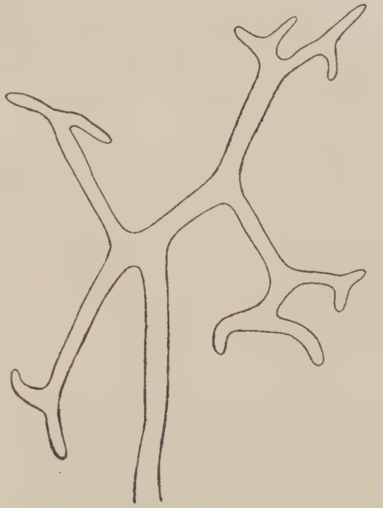


Рис. 13. *Microsphaera Magnusii* Blumer.

Характерным признаком этого вида следует считать относительно небольшую длину придатков, редко превышающую в 2.5 раза диаметр клейстокарпия.

Сальмон (Salmon, 1900) описанный вид причисляет к кругу форм *Microsphaera alni*.

Ячевский (1912) указывает, что на *Lonicera coerulea* в Италии встречается форма, отличающаяся по ряду морфологических признаков от *Microsphaera lonicera* и ближе стоящая к *M. divaricata*. Блумер (Blumer, 1933), видимо, учтя это замечание Ячевского, на *Lonicera nigra*, *L. coerulae* и других видах *Lonicera* описывает новый вид — *Microsphaera Magnusii*, который он отличает от *M. lonicerae* по более длинным придаткам, как правило, с обратно загнутыми концами. Основным питающим растением для *M. Magnusii* является *Lonicera nigra*. *M. Magnusii* по придаткам близок к *M. divaricata*, от которого Блумер отличает его по меньшему диаметру клейстокарпиев.

На образце, собранном в Заилийском Ала-Тау (Казахстан) на *Lonicera stenanthera*, ветвление придатков несколько отличается от типа, описанного Блумером, но эти отличия относительно небольшие.

Caprifoliaceae — Sambucus

7. **Microsphaera Van Bruntiana** Gerard, New. Fungi. Hedwigia (1875) 189.

Syn.: *Microsphaera sambucicola* P. Hennings Engler's Jahrbuch. XXX (1900) 148. — *Microsphaera grossulariae* Lév. (pro parte) (по Сальмону).

Грибница и конидиальные спороношения на обеих сторонах листовой пластинки в виде паутинистого налета или в виде различной величины пятен, особенно хорошо заметных на верхней стороне, исчезающие

ко времени созревания клейстокарпиев или сохраняющиеся на верхней стороне листа.

Конидии типа *Pseudoidium.*

Клейстокарпии разбросанные или беспорядочно скученные, часто более обильные вдоль листовых жилок, особенно многочисленные на нижней стороне листовой пластинки, 75—130 μ в диаметре, с неправильными клетками перидия 12 –21 μ длиной. Придатки числом 6—15, бесцветные, расположенные по экватору клейстокарпия, радиальные, дугообразно приподнимающиеся кверху, без перегородок, в 1—1.5 раза длиннее диаметра клейстокарпия (75—170 μ) и 6—9 μ толщиной, 3—4-кратно дихотомически разветвленные на вершине, с короткими прямыми притупленными, почти параллельно расположенными конечными ветвями. Ветви первого порядка перед последующими разветвлениями значительно утолщены. Сумки числом 3—8 в клейстокарпии, широко эллипсоидальные, 40—60×35—48 μ на коротких ножках.

Споры числом по 3—6 в сумке, широко эллипсоидальные или почти яйцевидные, 20—27×13—18 μ.

На *Sambucus racemosa* L. — Томск.

Вид в значительной степени близок к *Microsphaera grossulariae*, к которому Сальмон (Salmon, 1900) его и причислил. Однако для описанного вида имеются и характерные морфологические особенности и географическая обособленность.

Вид известен из Сев. Америки на *Sambucus* sp. и из Японии на *S. racemosa* L. var. *Sieboldiana* Miq. и на *S. racemosa* L.

Caprifoliaceae — Viburnum

8. **Microsphaera Hedwigii** Lév. Ann. Sci. Nat. III sér. 15 (1851) 155.

Syn.: *Erysiphe penicillata* δ. *Viburni Lantanae* Fries, Syst. Mycol. 3 (1829) 244. — *Erysiphe viburni* Duby, Bot. Gall. 2 (1830) 872. — *Microsphaera viburni* (Duby) Blumer, Die Erysiphac. Mitteleurop. (1933) 310. — *Microsphaera alni* (DC.) Wint. Rabenh. Krypt.-Fl. 2 (1887) 38 (pro parte). — *Microsphaera penicillata* (Wallr.) Lév. f. *viburni* Jacz. Ячевский, Мучн.-росян. гр. (1927) 351 (pro parte).

Грибница и конидиальные спороношения на обеих сторонах листовой пластинки, как правило, в виде хорошо заметного налета, часто образующего на верхней стороне белые ограниченные пятна, сохраняющиеся или разрушающиеся.

Клейстокарпии разбросанные или группами, преимущественно на нижней стороне листа, 70—102 μ в диаметре, с клетками перидия 15—26 μ в диаметре. На периферии клейстокарпия часто имеются слабо окрашенные или чаще бесцветные вздутые клетки различной величины и беспорядочно расположенные, повидимому, взбухающие и играющие роль органов прикрепления клейстокарпиев к новому субстрату. Придатки числом 3—8, чаще 4—6, отходящие от нижней части клейстокарпия и дугообразно кверху приподнимающиеся, бесцветные или у основания слегка окрашенные, в 1—1.5 или, реже, в 2 раза длинней диаметра клейстокарпия, на вершине 3—5-кратно дихотомически разветвленные, с ветвями прижатыми или редко с ветвями первого порядка несколько удлиненными и с конечными ветвями короткими, закругленными, обратно загнутыми. Сумки числом 2—6 в клейстокарпии, чаще 3—4, широко эллипсоидальные, 38—55×30—40 μ.

Споры числом 3—8, чаще 4—6 в сумке, 18—25×9—14 μ.

На листьях *Viburnum lantana* L. — Верхн. Днепр; Зап. Закавк.; Томская обл. На *V. opulus* L. — Лад.; Ильм.; Верхн. Днепр; Средн. Днепр; Предкавказье; Зап. Закавк.; Алт.

Вид широко распространен по всей Европе и известен из Сев. Америки.

Примечание. Довольно широко распространенный вид, но в ряде случаев, видимо, просматривается, так как часто не имеется образования типичного налета грибницы.

Microsphaera Hedwigii впервые был описан в качестве самостоятельного вида Левейе (Léveillé) в 1851 г. Позже многие авторы, в том числе и Ячевский (1927), относили этот вид к сборному виду *M. penicillata* (*M. alni*). Блумер (Blumer, 1933) отмечает на видах *Viburnum* два вида *Microsphaera* — *M. Hedwigii* Lév. на *Viburnum lantana* L. и *M. viburni* (Duby) Blumer на *V. opulus* L. в Европе и Западной Азии.

Блумер различает *M. viburni* и *M. Hedwigii* по следующим признакам (табл. 2).

Таблица 2

	M. viburni	*M. Hedwigii*
Грибница и конидиальные спороношения	Большей частью плохо развиты.	Большей частью на верхней стороне в виде ясных округлых дерновинок.
Положение клейстокарпиев	На нижней стороне, равномерно разбросанные.	На обеих сторонах рассеянные или в группах.
Диаметр клейстокарпиев	Среднее 88 μ. Типичные размеры 80—96 μ.	Среднее 78 μ. Типичные размеры 71—85 μ.
Число придатков	4—10, чаще 5—7.	3—8, чаще 4—6.
Число сумок	4—6.	2—4.
Число спор	5—8, чаще 6—7.	3—8, чаще 4—6.

Приводимые Блумером признаки для отличия этих видов друг от друга не постоянные и в крайнем случае могут быть приняты не как видовые признаки, а скорее как признаки специализированных форм, хотя перекрестные заражения здесь не проводились.

Несколько отличаются от европейских образцов некоторые американские, где число придатков, длина придатков и диаметр клейстокарпиев иные, чем у европейских.

Crassulaceae — Cotyledon (Umbilicus)

9. **Microsphaera umbilici** Komarov, Паразитные грибы Горного Зеравшана, Scripta Botanica, IV (1894) 2.

Грибница и конидиальные спороношения на обеих сторонах листовой пластинки в виде сохраняющегося паутинистого налета, слабо заметного.

Конидии типа Pseudoidium, как правило, цилиндрические или эллипсоидальные, к вершине несколько закругленно суженные, 28—55×14—19 μ (по Ячевскому 25—32×8—12 μ).

Клейстокарпии на обеих сторонах листа, разреженные или скученные, беспорядочно разбросанные, 85—145 μ в диаметре, сплюснутые, у основания вдавленные, с неправильными, хорошо заметными клетками

перидия, 10—15 μ в диаметре. Придатки числом 4—7, иногда до 10, расположенные по экватору или несколько ниже экватора, дугообразно приподнятые кверху, у основания слабо коричневые, вначале без перегородок, затем с 1—3 перегородками, по длине равные или редко немного длиннее диаметра клейстокарпия, 90—150 μ длиной и 9—11 μ толщиной у основания, на вершине 2—4-кратно дихотомически разветвленные, с ветвями к вершине медленно расширяющимися, с конечными ветвями короткими, закругленными или неправильно расплывающимися. Все ветви всегда прямые. Сумки числом 4—10 в клейстокарпии, редко до 14, яйцевидные или эллипсоидальные, часто неправильные, 40—70×25—45 μ, без ясно заметной или с цилиндрической или суживающейся ножкой.

Споры числом 3—6 в сумке, эллипсоидальные или яйцевидные, реже неправильные, 15—25×9—13 μ.

На листьях *Cotyledon Semenovii* (Reg. et Herd.) Fedtsch. (*Umbilicus Semenovii* Reg. et Herd.). — Таджикская ССР: Зеравшанский хребет.

Crassulaceae — Sedum

1) **f. sedi** Pospelov f. nov.

Грибница и конидиальные спороношения на обеих сторонах листа, реже на ветвях в виде тонкого, паутинистого, слабо заметного сохраняющегося налета.

Клейстокарпии снизу вдавленные, 100—150 μ в диаметре, с ясными многогранными клетками перидия, до 25 μ длиной. Придатки числом 6—10, прямые или слегка изогнутые, у основания коричневые, с одной поперечной перегородкой, равные по длине диаметру клейстокарпия или в 1.5 раза длиннее (до 260 μ длиной), 3—6-кратно дихотомически разветвленные, с конечными ветвями короткими, притупленными или неправильно суженными. Сумки числом 6—14 в клейстокарпии, яйцевидные или эллипсоидальные, 40—75×25—40 μ; на коротких, но хорошо выраженных ножках.

Споры числом 3—4 в сумке, эллипсоидальные или продолговато-эллипсоидальные, 16—30×10—15 μ.

На *Sedum Eversii* Led. — Киргизская ССР: Фрунзенская обл., Иссык-Атинская лесная дача (Киргизский хребет).

Fagaceae — Quercus, Fagus

10. **Microsphaera alphitoides** Griffon et Maublanc, Bull. trim. Soc. mycol. France, 28 (1912) 100.

Syn.: *Microsphaera alni* (Wallr.) Wint. var. *quercina* Neger, Naturwissensch. Zeitschr. f. Forst. u. Landwirtsch. (1915). — *Microsphaera quercina* auct. (pro parte). — *Oidium quercinum* auct. — *Oidium quercinum* Thüm. var. *gemmiparum* Ferraris, Ann. Mycol. 8 (1909) 69. — *Oidium dubium* Jacz. Ячевский, Мучнистая роса дуба (1910). — *Oidium alphitoides* Griff. et Maubl. Bull. trim. Soc. mycol. France, 26 (1910) 132.

Грибница и конидиальные спороношения на обеих сторонах листьев, преимущественно на верхней, и на зеленых молодых побегах в виде обильного, плотного, почти войлочного налета, вначале отдельными округлыми пятнами, которые затем сливаются.

Конидии типа *Pseudoidium*, цилиндрические или эллипсоидальные, 18—36×13—22 μ или иногда до 55 μ длиной и до 27 μ шириной.

Клейстокарпии разбросанные или в группах, 85—165 μ или иногда до 200 μ в диаметре, в среднем 120—130 μ, с клетками перидия 15—20 μ в диаметре. Придатки числом 12—18, изредка меньше (только 8) или

иногда до 40, отходящие от нижней части клейстокарпиев, у основания почти не утолщенные, толстостенные, бесцветные или у основания слегка окрашенные, в 1—1.5 раза длиннее диаметра клейстокарпия (69—165 μ), на вершине 3—6-кратно дихотомически разветвленные, с конечными ветвями довольно разнообразными, прямыми и притупленными или обратно загнутыми или удлиненными. Сумки числом 7—20, эллипсоидальные, 45—85×30—55 μ, на коротких ножках.

Споры числом 4—8, чаще всего 8, эллипсоидальные, 24—30×10—15 μ.

На *Quercus robur* L. — Европ. ч.: повсеместно; Закавказье; Крым; Средняя Азия: Арало-Касп., Тянь-Шань, Пам.-Ал., Прибалх. На *Q. iberica* Bieb. — Зап. Закавказье: Сухуми. На *Q. armeniaca* Kotschy. — Зап. Закавказье: Кахетия. На *Q. castaneafolia* C. A. M. — Вост. Закавказье: Ленкорань. На *Q. Dshorachensis* C. Kach. — Зап. Закавказье: Кахетия. На *Q. mongolica* Fisch. — Приморский край. На *Q. rubra* L. — Европ. ч.: Волжск.-Дон. На *Q. sessiliflora* Sm. — Европ. ч.: Причерноморье; Предкавказье; Зап. Закавказье. На *Q. pubescens* Willd. — Европ. ч.: Крым. На *Quercus* sp. — Тянь-Шань. На *Fagus ferruginea* Sieb. — Европ. ч.: Волжск.-Дон.

Общее распространение: повсеместно.

Примечание. На видах *Quercus* известно несколько видов *Microsphaera*, из которых одни распространены в Америке [*M. abbreviata* Peck, *M. calocladophora* Atk., *M. densissima* Cooke et Peck, *M. extensa* Cooke et Peck, *M. quercina* (Schwein) Cooke et Peck], другие же известны на старом континенте (*M. penicillata* f. *quercus* Pass., *M. alphitoides* Grif. et Naubl., *Oidium quercinum* Thum., *Oidium dubium* Jacz.). Кроме того, Клика (Klika, 1924) для Чехии описывает еще *M. extensa* Cooke var. *pseudoamericana* Klika.

Microsphaera alphitoides типичный европейский вид, замещающий здесь *M. abbreviata*, к которому он довольно близок, но от которого все же отличается морфологически по ветвлению придатков и по некоторым другим признакам.

Следует здесь отметить, что *M. alphithoides*, судя по описаниям разных авторов и по образцам из разных стран и областей, в значительной степени изменчивый вид. Изменчивость обнаруживается в разных признаках. Власов (1954) сообщает, что конидии по их размерам и отношению длины к ширине могут варьировать от 20 до 55 μ в длину и от 13 до 27 μ в ширину. Отношения длины конидий к их ширине колеблются в пределах 1.0—2.9. Колебания в размерах могут зависеть от места их образования — на верхней или нижней стороне листа, от состояния и возраста растений и т. д. Изменчивы не только размеры, но и форма конидий, которые нередко оказываются продолговато-цилиндрическими с закругленными концами. Матвеева из Алма-Ата сообщает, что, по ее измерениям конидий, колебания наблюдаются в пределах 16—56×10—27 μ с отношением длины к ширине 1.5 и до 2.5. Диаметр клейстокарпия, по Власову, на разных образцах колебался от 83 до 165 μ, размеры сумок 43—83×26—55 μ и размеры спор 17—29×8—15 μ. По Власову, длина придатков не превосходит длину диаметра клейстокарпия и в среднем даже несколько меньше (69—162 μ).

Сведения, приводимые Власовым как относительно конидий, так и относительно клейстокарпиев, сумок и спор, в значительной степени отличаются от соответствующих данных, приводимых Ячевским, Блумером и другими авторами. В то же время и материалы этих авторов в ряде случаев оказываются в значительной степени разными.

Вместе с тем, несмотря на значительную изменчивость, *M. alphitoides* является хорошо очерченным видом, легко отличимым от прочих видов *Microsphaera*. Прежде всего следует отметить, что развитие мицелия и конидиальных спороношений у этого вида представляются обособленными сравнительно с прочими *Microsphaera*. Мицелий, как правило, хорошо развит, конидии всегда обильны. Только в относительно засушливых условиях при интенсивном освещении образование мицелия и конидиальных спороношений может быть в той или иной мере редуцировано. Нередко в этих условиях и мицелий и конидии оказываются более обильными на нижней стороне листьев.

Имеются указания Пеглиона (Peglion, 1911) на возможность зимовки мицелия в почках растения-хозяина, как это известно и для ряда других *Erysiphaceae (Sphaerotheca pannosa, Podosphaera leucotricha, Uncinula spiralis)*.

Однако, поскольку образование клейстокарпиев у этого гриба отмечается повсеместно и в значительных количествах, зимовка мицелия в весеннем возобновлении гриба практического значения не имеет.

Следует отметить, что *M. alphitoides* впервые в европейских условиях отмечена в 1907 г. во Франции и в Германии. Уже в следующем, 1908 г. мучнистая роса дуба распространилась по всему европейскому континенту, за исключением Румынии и России. На территории России гриб впервые был обнаружен только в 1909 г. в Прибалтике и в бывших Курской и Тамбовской губерниях. В последующие годы гриб проник в Закавказье, в Среднюю Азию, обнаружен был на Дальнем Востоке и охватил, таким образом, весь ареал дуба.

В течение ряда лет развитие клейстокарпиев у этого гриба не наблюдалось. Впервые клейстокарпии *M. alphitoides* были обнаружены в 1911 г. Арно во Франции. В 1913 г. Ячевский нашел клейстокарпии в России, и затем они были найдены в 1919 г. в Италии Пеглионом, в 1920 г. в Германии Беренсом, вновь в СССР в 1920 г. Ячевским, в Чехословакии в 1921 г. Кликой, в Болгарии в 1921 г. Бубак, в 1922 г. в Польше Семашко, в 1923 г. в Швейцарии Блумером и в 1924 г. в юго-западной Франции Раймондом.

Во всех этих случаях обнаружение клейстокарпиев являлось редким. В последующие годы клейстокарпии обнаруживались уже в массе и почти повсеместно. Уже в 1920—1922 гг. Бухгейм обнаружил в СССР массовое образование клейстокарпиев. Многочисленные находки имели место затем в Швейцарии (Blumer, 1923) и в других местах.

Систематическое положение гриба до обнаружения клейстокарпиев было неясным. Его описывали как *Oidium quercinum* Thünb., *O. dubium* Jacz, *O. alphitoides* Griff. et Maubl. После обнаружения клейстокарпиев уже можно было решать вопрос о его систематической принадлежности.

Первое описание клейстокарпиев было дано Арно (Arnaud, 1912) и Фоэксом (Foex, 1912), отнесших мучнистую росу на дубе к *Microsphaera quercina* Burr., распространенному в Америке, который в настоящее время рассматривается в качестве синонима американских видов *M. abbreviata* Peck, *M. extensa* Cooke et Peck и частично *M. densissima* Cooke et Peck. Одновременно Гриффон и Моблан (Griffon et Maublanc, 1912) достаточно убедительно показали, что как в сумчатой, так и в конидиальной стадии европейская мучнистая роса дуба по многим признакам отличается от американских видов *Microsphaera* и должна рассматриваться как обособленный, самостоятельный вид, который они и назвали *Microsphaera alphitoides*.

Вместе с тем имеющиеся материалы позволяют говорить о том, что систематическое положение мучнистой росы дуба до настоящего времени

не может считаться окончательно решенным, особенно имея в виду значительные различия как в строении придатков клейстокарпиев, величины последних, формы и величины конидий, так и прочих признаков на образцах из различных республик и областей СССР и других стран.

Вопрос этот обсуждался многими авторами и в течение длительного времени. Наиболее обстоятельные работы по этому вопросу принадлежат Негеру (Neger, 1908, 1909, 1915), Клике (Klika, 1924), Бухгейму, (Buchheim, 1924), Блумеру (Blumer, 1933) и другим авторам.

Негер рассматривал мучнистую росу на дубе как *M. alni* var. *quercina*, Бухгейм считал необходимым для этого вида сохранить название *M. quercina* Burr, признавая одновременно справедливой и точку зрения Негера, но подчеркивая специализацию вида. Клика различал на дубах всего пять различных форм, из которых два — *M. abbreviata* Peck и *M. extensa* Cooke распространены на американском континенте. Третий — *M. extensa* Cooke var. *pseudoamericana* Klika — на *Quercus laurifolia* встречается в Чехии. Четвертый вид — *M. alphitoides* Grif. et Maubl. — распространен только по Евразии, и, наконец, пятый — *M. penicillata* Lév. (syn. *M. alni* Wint. var. *quercina* Neger) — встречается как в Европе, так и в Америке.

Для американского континента известны следующие виды: 1) *M. quercina* (Schwien.) Cooke et Peck.; 2) *M. densissima* (Schwein.) Cooke et Peck.; 3) *M. extensa* Cooke et Peck.; 4) *M. abbreviata* Peck.; 5) *M. calocladophora* Atkinson.

Кроме того, Блумер полагает, что известный в Японии на *Quercus serrata* Thunb. вид мучнистой росы по строению придатков отличается от европейского вида *M. alphitoides*. По величине клейстокарпиев он близок к *M. abbreviata*.

В разных частях Советского Союза собирались образцы, значительно разнящиеся между собой по ряду признаков. Вместе с тем следует отметить, что *M. alphitoides* является сильно изменчивым видом, значительно варьирующим в зависимости от экологических условий. Так, Власов (1949, 1954) показал, что конидиеносцы на верхней стороне листа значительно короче (43—66 μ длиной), чем на нижней (70— 140 μ длиной). Конидии, по Власову, колеблются в размерах от 20 до 55 μ длиной и от 13 до 27 μ толщиной. Отношения длины конидий к их ширине могут колебаться от 1 до 2.9, в среднем 1.6—1.8. Более длинные конидии развиваются на нижней стороне листа, или в осенний период, или в условиях затенения (в лаборатории).

Клейстокарпии, как указывал Власов, также изменчивы — 83—165 μ в диаметре, в среднем 120—126 μ. Столь же варьируют и размеры сумок — 43—83×26—55 μ (в среднем 62×37 μ). Число придатков колеблется от 6 до 25 (чаще 10—16). Ветвления обычно 3—5-кратные (чаще 4-кратные). Длина придатков варьирует в неразветвленной части от 41 до 122 μ и в разветвленной части — от 15 до 39 μ. Общая длина придатков 69—162 μ.

Материалы Власова и ряда предшествующих авторов, а также наши материалы по просмотру многочисленных образцов показывают, что *M. alphitoides*, как и другие мучнисто-росяные и прочие грибы, весьма изменчив в морфологических признаках и что изменчивость эта связана с условиями температуры, влажности, питающего субстрата и проч. Вместе с тем несомненно, что изменчивость этого типа, протекающая в более или менее определенных климатических условиях, неизбежно

влечет за собой закрепление признаков и обособление местных экологических форм. В связи со всеми приведенными выше материалами следует считать, что *M. alphitoides* несомненно европейского происхождения, отличающийся по ряду признаков от американских видов, в силу чего о завозе мучнистой росы из Америки в условия Европы не может быть и речи.

Эксперименты по изучению специализации этого вида с применением перекрестного заражения разных растений были проведены Гриффоном и Мобланом (Griffon et Maublanc, 1912), Шкорицом (Skoric, 1923), Бухгеймом (Buchheim, 1924), Бувэнс (Bouwons, 1927) и другими. Эти исследования с достаточной убедительностью показали, что для *M. alphitoides* основным питающим растением является *Quercus*, преимущественно европейские виды и разновидности его с опадающими листьями. Однако некоторые другие из сем. *Fagaceae* также заражаются этим видом, прежде всего *Fagus* и *Castanea*. На последних растениях он все же встречается значительно реже, чем на дубе, что еще лишний раз подтверждает узкую специализацию мучнисто-росяных грибов, как правило, приуроченных к растениям определенных семейств, среди которых имеются основные питающие растения, в настоящем случае *Quercus*, и второстепенные — *Fagus* и *Castanea*. В опытах с перекрестным заражением мучнистую росу с *Quercus* удавалось перенести только на молодые листья *Fagus*. Взрослые листья этого растения не заражались. Следует отметить, что и на дубе заражаются только молодые листья. По Ноффрау (Noffrau, 1909) *Microsphaera* с *Alnus* не переходит на *Quercus*, по Негеру (Neger, 1915) *Microsphaera* с *Rhamnus frangula* также не переходит на *Quercus*.

Различные виды и разновидности *Quercus* по-разному восприимчивы к инфекции. Среди европейских видов вполне иммунными, по Буро (Bureau, 1908), считаются *Quercus suber* и, кроме того, *Castanea vesca*. Негер указывает в качестве иммунных видов следующие: *Quercus phellos*, *Q. cerris*, *Q. cerris*×*Q. ilex*, *Q. imbricaria*, *Q. macrocarpa*, *Q. Michauxii*, *Q. ilicifolia*, *Q. repanda*, *Q. nigra*, *Q. libani*, *C. cruneata*, *Q. Gambeli*, *Q. lyrata*, *Q. coccifera*, *Q. castanea*, *Q. palustris*. Клике (Klika, 1922) не удалось заразить конидиями с *Q. pedunculata* — *Q. rubra* и *Q. pedunculata* var. *fastigiata*.

Слабо заражаются, по Негеру, *Q. brutina*, *Q. austriaca*, *Q. olivaeformis*, *Q. pontica*, *Q. glandulifera*, *Q. mongolica* (по сведениям Б. И. Кравцева, 1935, монгольский дуб на Дальнем Востоке поражается повсеместно, особенно порослевой), *Q. conferta*, *Q. macranthera*, *Q. pinos* var. *monticola*, *Q. tinctoria*, *Q. rubra*. Очень восприимчивы, по Негеру, *Q. robur*, *Q. sessiliflora*, *Q. pubescens*, *Q. serratifolia*, *Q. Sieboldii*, *Q. dentata*, *Q. prinos*, *Q. alba*, *Q. Tozza*, *Q. crispula*.

В условиях Советского Союза Ячевский отмечает в качестве устойчивого в Закавказье пробковый дуб — *Q. suber*. В Европейской части СССР сильно заражаются зимний дуб — *Q. sessiliflora* — и летний дуб — *Q. pedunculata*. Слабее заражаются пушистый дуб — *Q. pubescens*. Видимо, к числу устойчивых следует отнести и *Q. macrocarpa*, *Q. palustris* и *Q. rubra*. Восточный дуб — *Q. macranthera* — считается относительно устойчивым видом. В Армении на этом виде заражение отмечалось только на молодой поросли. Столь же слабо заражается в Европейской части СССР и монгольский дуб — *Q. mongolica*.

Вопрос о видовом составе *Microsphaera* на видах *Quercus* остается до последнего времени нерешенным окончательно.

Несомненно, что в условиях Америки распространены виды *Microsphaera*, значительно отличающиеся от европейских форм. Однако и на

европейском и на азиатском континентах, видимо, в разных условиях обособились своеобразные формы, которые относятся к сильно варьирующему в своих признаках *M. alphitoides*, может быть сборному виду, или к сборному же виду *M. penicillata*.

Мы не располагали полным набором образцов всех видов и необходимого их сравнения осуществить не имели возможности. Однако значительная запутанность этого вопроса и разноречивые мнения исследователей по этому поводу заставляют считать этот вопрос назревшим и требующим разрешения (см. также *M. penicillata* Lév. f. *quercina* Jacz. — стр. 355).

Juglandaceae — Juglans

11. **Microsphaera juglandis** (Jacz.) Golov. Головин, Новые виды грибов Средней Азии, Тр. Среднеазиатск. Гос. унив. нов. серия, XIV, биолог. науки, 5 (1950) 7.

Syn.: *Microsphaera penicillata* (Wallr.) Lév. f. *juglandis* Jacz. Ячевский, Мучн.-росян. гр. (1927) 356. (Рис. 14).

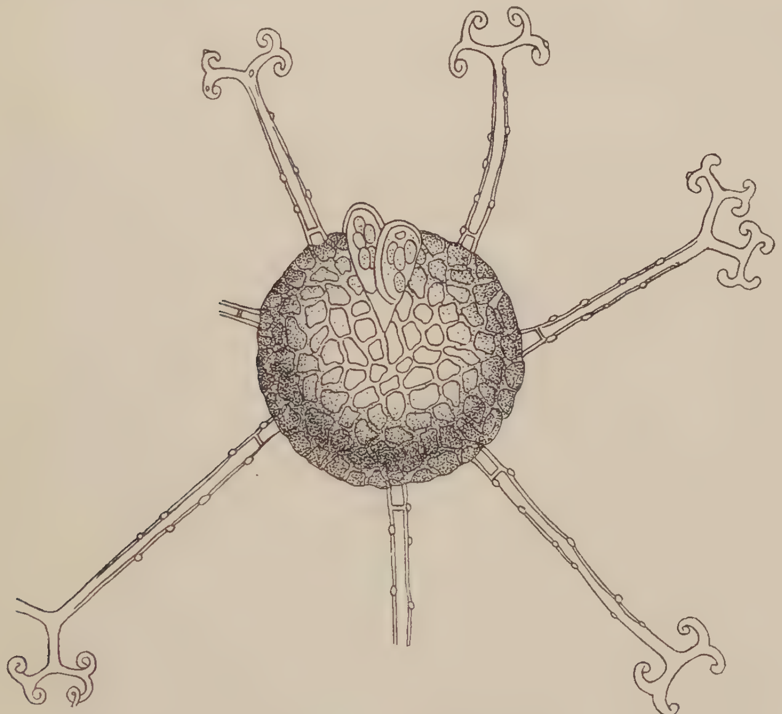


Рис. 14. *Microsphaera juglandis* (Jacz.) Golov.

Грибница и конидиальные спороношения на нижней стороне листовой пластинки в виде слабо развитого, нежного паутинистого налета, исчезающего.

Конидии типа *Pseudoidium*, эллипсоидальные, продольно исчерченные, 22—31×11—14 μ. Клейстокарпии разбросанные или в редких группах, преимущественно вдоль жилок листа, темнокоричневые, 85—120 μ в диаметре, с хорошо заметными многогранными, более или

менее правильными тонкостенными клетками перидия, 8—20 μ в диаметре. Придатки числом 5—14, жесткие, радиально расположенные, дугообразно приподнимающиеся кверху, у основания светлокоричневые, с одной поперечной перегородкой близ оболочки клейстокарпия, бородавчатые по всей длине, на вершине 1—3-кратно дихотомически разветвленные, с ветвями первого и второго порядков, отходящими под одним и тем же углом (примерно 120°) и с конечными ветвями, круто спирально или часто штопоровидно закрученными, реже обратно загнутыми. Общая длина придатков равна диаметру клейстокарпия или немного больше (до 170 μ длиной). Ветви первого порядка до 40 μ, редко до 80 μ. Толщина придатков у основания до 85 μ (рис. 15). Сумки числом 3—5 в клейстокарпии, широко эллипсоидальные, яйцевидные или почти шаровидные, без ясно заметной или со слабо выраженной ножкой, 45—56×36—45 μ.

Рис. 15. Придатки клейстокарпиев *Microsphaera juglandis* Golov.

Споры числом 6 в сумке, реже 4 или 3, иногда 8, эллипсоидальные или продолговато-яйцевидные, 11—25×7—11 μ.

На листьях *Juglans falax* Dode. — Киргизская ССР: Базар-Курганский район, Арсланбоб (Ферганский хребет); — Казахская ССР: Южно-Казахстанская обл., Бастандыкский район (горы Каржан-Тау).

Примечание. На видах *Juglans* Ячевский (1927) описывает *Microsphaera penicillata* (Wallrath.) Lév. в виде специализированной формы — f. *juglandis* Jacz, встречающейся в СССР (Киевская обл.) и Сев. Америке (в конидиальной стадии). Описания этой формы у Ячевского не дано.

Описываемый нами вид очень характерен строением придатков, что позволяет его отличать от сборного вида *M. penicillata*. Следует, кроме того, отметить, что этот последний вид в настоящее время разбит на ряд морфологически и биологически обособленных видов. На *Alnus*, *Betula* и *Viburnum*, на которых Левейе (Léveillé, 1851) описывал *M. penicillata*, в настоящее время описываются особые, самостоятельные виды — *Microsphaera*. Таково же положение и многих других форм сборного вида *M. penicillata*.

С другой стороны, описываемый нами вид на *Juglans* довольно хорошо обособлен и по ряду признаков в значительной степени не укладывается в диагноз сборного вида *M. penicillata*.

На *Juglans Sieboldiana* Max. из Японии Сидов (Sydow, 1914) описывает *Microsphaera Jamadei* (см. стр. 342 настоящей работы). Диагноз этого вида не дан Сидовом, следовательно, сравнить его с *M. penicillata* или с *M. juglandis* не представилось возможным.

1) f. **caryae** (Jacz.). **Juglandaceae — Carya**

Syn.: *Microsphaera penicillata* (Wallr.) Lév. f. *caryae* Jacz. Ячевский, Мучн.-росян. гр. (1927) 356.

Грибница на обеих сторонах листовой пластинки, преимущественно на верхней, паутинистая, исчезающая.

Клейстокарпии немногочисленные, разбросанные, 72—90 μ в диаметре, с мелкими многогранными клетками перидия 15×9 μ. Придатки числом 4—8, бесцветные, иногда с одной поперечной перегородкой у основания, равные по длине диаметру клейстокарпия (60—84 μ) и 4—6 μ толщиной. на вершине 2—4-кратно дихотомически разветвленные, с конечными ветвями короткими, закругленными и загнутыми. Сумки числом 3—4, широко эллипсоидальные, 45—57×12—14 μ, на коротких ножках.

Споры числом 4—6, эллипсоидальные, 18—24×12—14 μ.

На листьях *Carya alba* Nutt и *C. sulcata* Nutt. — В Сев. Америке.

Примечание. Описанные Ячевским формы на *Carya* и *Juglans* (в последнем случае собранные образцы из Киевской обл. только с конидиальной стадией), распространенные в Сев. Америке, значительно уклоняются от общего диагноза сборного вида *M. penicillata.* Мы склонны их рассматривать в качестве особого вида, характерного величиной клейстокарпиев, ветвлением придатков, числом сумок и спор.

Leguminosae — Caragana

12. **Microsphaera Palczewskii** Jacz. Ячевский, Мучн.-росян. гр. (1927) 339.

Грибница и конидиальные спороношения на обеих сторонах листа в виде сохраняющегося обильного паутинистого налета.

Клейстокарпии в очень большом количестве, 90—120 μ в диаметре, с продолговатыми шестиугольными клетками перидия 20×11 μ.

Придатки числом 5—10, бесцветные, без перегородок, равные по длине диаметру клейстокарпия или немного длиннее (80—147 μ длиной) и 5—9 μ толщиной, 5—6-кратно дихотомически на вершине разветвленные, с утолщенными ветвями. Конечные ветви притупленные, закругленные, прямые. Сумки числом 4—8, булавовидные, 47—52×29—32 μ, на коротких ножках.

Споры числом 6 в сумке, эллипсоидальные или яйцевидные, 14—21×8—12 μ.

На листьях *Caragana arborescens* L. — Приморский край.

Leguminosae — Cladrastris

13. **Microsphaera cladrastridis** Jacz. Ячевский, Мучн.-росян. гр. (1927) 339.

Грибница и конидиальные спороношения на верхней стороне листа в виде паутинистого исчезающего налета.

Клейстокарпии немногочисленные, разбросанные, 75—90 μ в диаметре, с многогранными неправильными клетками перидия. Придатки числом 7—9, бесцветные, без перегородок, равные по длине диаметру клейстокарпия или немного длиннее (90—110 μ длиной), с раскидистыми, правильно расположенными, создающими правильный рисунок ветвями, почти одинаковой толщины во всех разветвлениях, с конечными ветвями короткими и тупыми. Сумки числом 3—5, широко эллипсоидальные, 45—50×25—28 μ, на коротких ножках.

Споры числом по 6—8 в сумке, эллипсоидальные, 12—14×6—7 μ.

На листьях *Cladrastris amurensis* Benth. — Приморский край.

14. **Microsphaera schizandrae** Jacz. Ячевский, Мучн.-росян. гр. (1927) 357 (sub *Microsphaera penicillata* Lev. f. *schizandrae*).

Грибница едва заметная на обеих сторонах листа в виде очень нежного паутинистого налета. Конидии не найдены.

Клейстокарпии на обеих сторонах листа, немногочисленные, разбросанные или в небольших группах, связанные друг с другом переплетающимися придатками, коричневые, 85—120 μ в диаметре, с ясно заметными многогранными клетками перидия 15—25 μ в диаметре. Придатки числом 7—15, расположенные радиально, дугообразно кверху приподнимающиеся, бесцветные или у основания слегка коричневые, в 1—1.5 раза длиннее диаметра клейстокарпия, на концах 3—6-кратно дихотомически разветвленные, с конечными разветвлениями закругленными, очень короткими, прямыми или изредка слегка изогнутыми. Ветви придатков постепенно суживаются — каждая последующая ветвь у́же предыдущих ветвей. Сумки числом 3—6 в клейстокарпии, широко эллипсоидальные, 45—63×40—45 μ, с короткой ножкой.

Споры числом по 6—8 в сумке, эллипсоидальные, 23—26×12—14 μ.

На листьях *Schizandra chinensis* Baill. — Приморск. край: Верховья р. Сучан, Анучинский перевал.

Вид распространен только в Японии и для СССР известен в единственном случае.

Примечание. Ячевский рассматривает этот вид в качестве специализированной формы *M. penicillata*. Однако, как видно, от типичных форм этого последнего вида *M. schizandrae* хорошо отличается более крупными клейстокарпиями и характерными утончающимися при последующих разветвлениях придатками. Кроме того, придатки здесь по абсолютной длине и относительно диаметра клейстокарпиев больше, чем у *M. penicillata*, и более многократно разветвлены.

15. **Microsphaera syringae** Jacz. (nec Magnus), Ячевский, Мучн.-росян. гр. (1927) 337.

Syn.: *Microsphaera Ehrenbergii* Lév. sensu Allescher, Verz. Sud. B. Pilze (1887). — *Microsphaera alni* var. *divaricata* (Wallr.) Salmon, Mem. Torr. Bot. Club, 9 (1900) 146.

Грибница на обеих сторонах листовой пластинки, исчезающая.

Клейстокарпии 60—105 μ в диаметре, с многогранными клетками перидия. Придатки числом 7—12, бесцветные, чаще без перегородок, в 1—1.5 раза длиннее диаметра клейстокарпия (до 120 μ), на вершине 3—5-кратно дихотомически разветвленные, с раскидистыми, частью прямыми, частью согнутыми конечными ветвями. Сумки числом 2—7, широко яйцевидные, 40—56×30—48 μ.

Споры числом по 2—7 в сумке, эллипсоидальные, 20—24×10—13 μ.

На *Syringa amurensis* Rupr. — Приморский край. На *S. vulgaris* L. — Европ. ч.: Лад.-Ильм., Волжск.-Дон, Нижн.-Дон. На *S. persica* L. — Лад.-Ильм.

Вид распространен в Зап. Европе.

Примечание. На видах *Syringa* известны два вида мучнистой росы: для Америки *M. penicillata* Lév. f. *syringae* Jacz. (*M. syringae* Magnus) и в европейских условиях *M. syringae* Jacz. (nec Magnus) (*M. Ehrenbergii* Lév.=*M. alni* Wint.). Американская форма по характеру ветвления

придатков является типичной *M. penicillata* (ветвления сближенные и с короткими закругленными и согнутыми конечными ветвями).

Европейский вид *M. syringae* по характеру ветвления придатков ближе к *M. lonicerae*, чем к *M. penicillata* (раскидистые разветвления с конечными ветвями частью прямыми, частью согнутыми).

Таким образом, оба эти вида на сирени замещают друг друга в разных географических условиях, что известно для ряда других *Erysiphaceae* и других систематических групп грибов.

Ячевский, учитывая специализацию мучнисто-росяных грибов, считает необходимым рассматривать этот вид как обособленный — самостоятельный. Некоторые исследования мучнистой росы на сирени и жимолости по европейским образцам сделаны были Блумером, который сообщает, что на сирени клейстокарпии значительно крупнее, чем на видах жимолости (на сирени по европейским образцам 60—105 μ, с вершиной кривой около 90 μ, в то время как вершина кривой по образцам на *Lonicera tatarica* — около 69 μ и на прочих видах *Lonicera* около 72 μ).

Вместе с тем европейская форма мучнистой росы на сирени значительно отличается от *M. syringae* Magnus, описанного на сирени для Америки, особенно по разветвлениям придатков. Последний вид Ячевский рассматривает в качестве специализированной формы *M. penicillata.*

Rhamnaceae — Frangula (Rhamnus)

16. **Microsphaera divaricata** (Wallroth.) Lév. Ann. d. Sci. Nat. III sér. 15 (1851) 155.

Syn.: *Alphitomorpha divaricata* Wallr. Verhandl. Berl. Gesell. Naturf. Freunde, I (1819) 39. — *Erysibe divaricata* var. I *frangulae* Link, Willd. Sp. Pl. 6 (1824) 113. — *Erysiphe penicillata* d. *rhamni frangulae* Link, Syst. Mycol. 3 (1829) 244. — *Erysiphe divaricata* α *frangulae* (Lk.) Duby, Bot. Gall. II (1830) 870. — *Microsphaera alni* Wint. em Salmon var. *divaricata* Wallr. Salmon, Mem. Torr. Bot. Club, 9 (1900) 146.

Грибница и конидиальные спороношения на обеих сторонах листьев в виде паутинистого, расплывчатого налета или в виде более или менее ограниченных пятен, разрушающаяся и исчезающая, реже сохраняющаяся. Конидии типа *Pseudoidium*, цилиндрические или эллипсоидальные, 30—35×13—18 μ (по биометрическим измерениям Бувэнс 32.57—34.33×17.14—17.56 μ, с отношением длины к ширине 1.90—1.96 и с вершиной кривой по длине конидии 32—34 μ и по ширине — 18 μ).

Клейстокарпии разбросанные или в группах, часто связанные друг с другом переплетающимися придатками в легко обособляющиеся рыхловойлочные группы, 83—103 μ, чаще 90—93 μ в диаметре, с многогранными, неправильными клетками перидия, 20—25 μ длиной и 8—10 μ шириной. Придатки числом 5—16, чаще 7—10, бесцветные или у основания коричневые, без перегородок или иногда с 1—3 поперечными перегородками, бородавчатые по всей длине, дугообразно изогнутые, в 2—7 раз длиннее диаметра клейстокарпия и 5—10 μ толщиной, 2—5-кратно дихотомически разветвленные на концах, с ветвями первого порядка удлиненными и часто обратно загнутыми, отходящими под прямым углом, и конечными ветвями короткими, закругленными, часто обратно загнутыми. Сумки числом 3—7, обычно 6, широко эллипсоидальные или яйцевидные, 30—60×25—40 μ.

Споры числом 3—6, эллипсоидальные, 18—24×9—13 μ, часто неправильные.

На листьях *Frangula alnus* Miller (*Rhamnus frangula* L.). — Бассейн р. Невы; Балтийское побережье; Западная область; Вологодская, Костромская, Кировская, Ярославская, Псковская, Московская, Смоленская, Калужская, Тульская, Курская, Воронежская, Пензенская, Харьковская, Киевская, Черниговская, Полтавская, Могилевская, Витебская, Минская, Владимирская, Уфимская области; Крым; Закавказье.

Общее распространение: Зап. Европа.

Примечание. Вид характерен своими довольно длинными и в типичных случаях раскидистыми придатками. Придатки, приподнимаясь кверху, часто переплетаются с придатками соседних клейстокарпиев, что приводит к образованию связанных друг с другом групп клейстокарпиев, легко освобождающихся от субстрата в виде относительно небольших рыхло-войлочных образований. Разветвления придатков в типичных случаях очень характерны тем, что ветви первого порядка обычно длинные и загнуты назад. Однако в целом ветвления придатков часто значительно варьируют. В той или иной степени удлиняться могут нередко ветви второго порядка или даже конечные разветвления, и в этих случаях вся система ветвления оказывается не всегда симметричной.

Сальмон (Salmon, 1900) относил этот вид к *M. alni* Wint. в качестве разновидности этого последнего. Однако несомненно следует признать правоту Левейе (Léveillé, 1851), считавшего этот вид самостоятельным. Это было достаточно убедительно доказано Иорстед (Jorstad, 1925) и принято в настоящее время большинством микологов (Ячевский, 1927; Blumer, 1933). К тому же Шкориц (Skoric, 1926) доказал, что конидии с *Frangula alnus* не заражают *Rhamnus cathartica*. Линд (Lind, 1913) для Дании указывает на последнем растении *M. divaricata*, однако это единственное указание, требующее проверки. В литературе на *Rhamnus cathartica* указывается *M. Friesii* Lév. — вид, широко распространенный в СССР и Западной Европе.

Ячевским *M. Friesii* Lév. отнесен в качестве f. *rhamni cathartici* Jacz. к сборному виду *M. penicillata* (Wallr.) Lév.

Rhamnaceae — Rhamnus

17. **Microsphaera Friesii** Lév. Ann. Sci. Nat. III sér. 15 (1851) 156.

Syn.: *Alphitomorpha penicillata* δ *Rhamni catarticae* — Schlecht. Verhandl. Berl. Gesell. Naturk. Freunde, I (1819) 49. — *Erysibe penicillata* var. *Rhamni catharticae* Link, Willd. Sp. Pl. 6 (1824) 114. — *Erysiphe penicillata* c. *Rhamni catartici* Fries, Syst. Mycol. 3 (1829) 242. — *Microsphaera alni* (DC.) Winter in Rabenh. Krypt.-Fl. 2 (1887) 38 (pro parte). — *Microsphaera penicillata* (Wallr.) Lév. f. *rhamni catartici* Jacz.

Грибница и конидиальные спороношения на обеих сторонах листа, особенно хорошо заметны на верхней — в виде паутинистого, хорошо развитого налета на всей поверхности пластинки, либо в виде ограниченных пятен.

Клейстокарпии на обеих сторонах листа, разбросанные, многочисленные, 85—120 μ в диаметре, чаще 95 μ, с неправильными многогранными клетками перидия, 10—20 μ в диаметре.

Придатки числом 5—9 или реже до 20, дугообразно или прямо кверху приподнимающиеся, бесцветные или у основания слабо коричневые, 1—1.5 или до 2 раз длиннее диаметра клейстокарпия и 6—9 μ толщиной, на вершине 3—5-кратно дихотомически, иногда неправильно разветвленные, с ветвями первого порядка, образующими тупой или реже острый угол и с конечными ветвями, часто неправильными и разно-

образными — либо притупленными или закругленными или часто несимметричными и удлиненными, почти одинакового диаметра во всех разветвлениях. Сумки числом 3—8, эллипсоидальные, 40—63×30—40 μ, на коротких ножках.

Споры чаще числом 4, но иногда 2—3 или 5, продолговато-эллипсоидальные, 14—19×10—13 μ.

На листьях *Rhamnus cathartica* L. — Европ. ч.: Прибалт., Лад.-Ильм., Верх.-Волж., Волжск.-Дон., Причерн., Вост. Закавк., Волж.-Кам.

Общее распространение: Зап. Европа.

Примечание. Ячевский (1927) описывает на *Rhamnus cathartica* специализированную форму вида *M. penicillata*. Однако, имея в виду ряд характерных и постоянных признаков для этой формы, ее удобней рассматривать в качестве обособленного, хорошо очерченного вида. К числу таких признаков следует отнести наличие почти постоянно только 4 спор в сумках, с редкой встречаемостью спор до 5 или иногда меньшее количество — 3 или даже 2. По этому признаку *M. Friesii* близок к *M. Hedwigii*, от которого отличается более крупными клейстокарпиями и более длинными придатками и большим их числом.

Биологическая специализация этого вида была изучена Шкориц (Skoric, 1926), который указывает, что конидии с *Rhamnus cathartica* не заражают *Frangula alnus*.

По Шкорицу, грибница у этого вида перезимовывает в почках.

Saxifragaceae — Ribes

18. **Microsphaera grossulariae** (Wallr.) Lév. Ann. Sci. Nat. III sér. 15 (1851) 160.

Syn.: *Alphitomorpha penicillata* β. *grossulariae* Wallr. Verhandl. Berl. Gesell. Naturf. Freunde, I (1819), 40. — *Alphitomorpha grossulariae* Wallr. Ann. d. Wetter. Gesell. f. d. ges. Naturk. (4 (1819) 236. — *Erysibe penicillata* f. *grossulariae* Link, Willd. Sp. Pl. 6 (1824) 114. — *Erysiphe penicillata* b. *grossulariae* Fries, Syst. Mycol. 3 (1829) 244. — *Erysiphe grossulariae* (Lév.) De Bary, Beitr. Morph. u. Physiol. d. Pilze, I (1870) 52. — *Podosphaera grossulariae* (Lév.) Quélet, Champ. du Jura et des Vosges, III (1875) 106.

Грибница паутинистая, в виде нежного налета на обеих сторонах листа, преимущественно на верхней и иногда на зеленых побегах, исчезающая.

Клейстокарпии рассеянные или взаимно связанные друг с другом в группах, 75—120 μ в диаметре, в среднем 90 μ, с многогранными клетками перидия 20—24×12—14 μ. Придатки числом 6—16, иногда до 20, чаще 10—14, равные по длине диаметру клейстокарпия или в 1.5 раза длиннее (105—165 μ) и 6—9 μ толщиной, бесцветные или бледнокоричневые у основания, гладкие, без перегородок или с перегородкой у основания, прямые или изогнутые, жесткие, на вершине 4—5-кратно дихотомически разветвленные, с ветвями первого и второго порядка, сильно укороченными, и с конечными ветвями, как правило, удлиненными, расходящимися под острым углом, иногда почти параллельно. Разветвленная часть по длине часто равна неразветвленной части придатка. Сумки числом 3—5, иногда до 10, широко яйцевидные, 45—65×30—40 μ, на короткой ножке.

Споры числом 4—6, обычно 4—5 или иногда только 3, 18—27×10—18 μ.

На *Ribes grossularia* L. — Прибалт., Верх.-Днепр., Средн.-Днепр. Волж.-Дон., Предкавк., Сыр-Дар.; Тянь-Шань.

Общее распространение: на различных видах *Ribes* в Зап. Европе Сев. Америке, Японии.

Примечание. Из всех видов *M. grossulariae* морфологически ближе всего стоит к *M. Van Bruntiana*. Этот последний вид Сальмон (Salmon, 1900) относил к *M. grossulariae*. Однако Ячевский (1927) рассматривал его в качестве обособленного, хорошо очерченного вида. Эта точка зрения Ячевского была затем подтверждена Блумером (Blumer, 1933), который указывает, что у *M. grossulariae* клейстокарпии мельче, чем у *M. Van Bruntiana*. Они различаются, кроме того, по количеству придатков и по разветвлениям придатков, которые у *M. Van Bruntiana* более неправильные и несколько более толстые, особенно предпоследние разветвления. Нередко ветви первого и второго порядка у этого вида оказываются удлиненными.

В Западной Европе и в Советском Союзе *M. grossulariae* встречается главным образом на крыжовнике (*Ribes grossularia* L.), но иногда поражает и другие виды *Ribes* — *R. alpinum* L., *R. rubrum* L., *R. «purpureum»* (?*R. sanguineum* Pursh). В Северной Америке *M. grossulariae* известен на *R. floridum* L'Her., *R. americanum* Mill., *R. nigrum* L. и *R. rotundifolium* Michx.

Распространение этого вида, таким образом, довольно широкое. Однако встречается он относительно редко, и поражение этим видом крыжовника (европейская мучнистая роса крыжовника) большого хозяйственного значения, как правило, не имеет. Несравненно чаще встречается на крыжовнике так называемая американская мучнистая роса — *Sphaerotheca mors uvae*. Berk. et Curt.

2. СБОРНЫЕ ВИДЫ, РАСПАДАЮЩИЕСЯ НА СПЕЦИАЛИЗИРОВАННЫЕ ФОРМЫ, ПАРАЗИТИРУЮЩИЕ НА РАСТЕНИЯХ, ПРИНАДЛЕЖАЩИХ К РАЗНЫМ СЕМЕЙСТВАМ И РОДАМ

19. **Microsphaera penicillata** (Wallr.) Lév. Ann. Sci. Nat. III sér. 15 (1851) 155.

Syn.: *Alphitomorpha penicillata* var. *alni* Wallr. Verhandl. Berl. Gesell. Naturf. Freunde, I (1819) 40. — *Alphitomorpha alni* Wallr. Ann. Wetter. Gesell. f. d. Ges. Naturk. I (1819) 237. — *Erysibe penicillata* Link, Willd. Sp. Pl. 6 (1824) 113. — *Erysiphe penicillata* Wallr. Fries, Syst. Mycol. 3 (1829) 243. — *Erysiphe alni* Tulasne, Selecta Fung. Carp. I (1861) 263. — *Podosphaera penicillata* Quélet, Champ. du Jura et des Vosges, III (1875) 106.

Грибница и конидиальные спороношения на обеих сторонах листовой пластинки в виде паутинистого налета, исчезающего ко времени вызревания клейстокарпиев или сохраняющегося в виде разной величины относительно плотных дерновинок.

Конидии типа *Pseudoidium*, цилиндрические, с закругленными концами или эллипсоидальные.

Клейстокарпии разбросанные или в группах, 70—100 μ в диаметре, снизу вдавленные или сплющенные, с многогранными, часто неправильными клетками перидия, 10—15 μ в диаметре. Придатки в небольшом количестве, обычно 4—16, как правило, равные по длине диаметру клейстокарпия, радиально расположенные, у основания коричневые, гладкие или бородавчатые, на вершине 3—6-кратно дихотомически разветвленные, с короткими и прижатыми ветвями (не раскидистыми), с конечными

ветвями короткими, к концам расширяющимися и загнутыми крючкообразно. Сумки числом 2—8, обычно по 4 в клейстокарпии, яйцевидные или широко эллипсоидальные, на коротких ножках или без ясно выраженных ножек.

Споры в сумках числом 4—8.

На разнообразных растениях, преимущественно на деревьях и кустарниках.

Примечание. *M. penicillata* является сложным видом, распадающимся на ряд специализированных форм, паразитирующих на разных растениях. Многие из этих форм представляются хорошо обособленными и по морфологическим признакам и могут быть на этом основании выделены в качестве обособленных, самостоятельных видов. В настоящее время выделены из прежнего сборного вида *M. penicillata* ряд хорошо различимых видов.

Отличительным признаком описанного вида является прежде всего строение придатков, которые здесь, как правило, равны диаметру клейстокарпия, а ветвления придатков компактные, с прижатыми и короткими ветвями.

В целом вид довольно изменчив и признаки вида описываются разными авторами далеко не однообразно.

Некоторые авторы (Blumer, 1933) совсем не признают существования этого вида и оценивают мало различимые формы в качестве обособленных видов. С такой точкой зрения трудно согласиться.

Aquifoliaceae — Ilex

1) f. **ilicis** Potebnia, Потебня, Грибн. параз. высш. раст. Харьковск. и смежн. губ. (1915) 243.

Клейстокарпии 95—100 μ в диаметре.

Придатки числом 8—9, равные по длине диаметру клейстокарпия, на вершине 3—6-кратно дихотомически разветвленные, с сильно загнутыми конечными ветвями.

На *Ilex aquifolium* L. — Крым: Керч (Старый Карантин).

Форма распространена в Сев. Америке на *Ilex decudua* Walt., *Il. mollis* A. Gray, *Il. verticillata* A. Gray (по Сальмону).

Fagaceae — Quercus

2) f. **quercina** Jacz. Ячевский, Мучн.-росян. гр. (1927) 355.

Syn.: *Calocladia penicillata* Lév. f. *Quercus* Passerini in Rabenhorst, Fungi europaei, № 2032 (1875). — *Oidium quercinum* Thuemen, Contr. Fl. Myc. Lusit. (1878). — *Microsphaera hypophylla* Nevodovsky (interdum), Неводовский, Грибы СССР, I, № 4 (1952). — *Microsphaera silvatica* Vlass. Власов, Тр. Инст. леса, XVI (1954), 158.

Грибница на обеих сторонах листа, преимущественно на верхней, исчезающая.

Клейстокарпии 100—120 μ в диаметре. Придатки числом 15—18, бесцветные, в 1—2 раза длиннее диаметра клейстокарпия (100—200 μ), на вершине 4-кратно разветвленные, с загнутыми конечными ветвями. Сумки 45—68×35—50 μ.

Споры 18—22×10—13 μ.

На *Quercus robur* L. — Московская, Пензенская, Тульская, Воронежская, Сталинградская, Сталинская, Днепропетровская области. На *Quercus alba* L., *Q. aquatica* Wal., *Q. bicolor* Willd., *Q. Catesbaei* Michx.,

Q. crispula Kit., *Q. dentata* Thunb., *Q. falcata* Michx., *Q. glandulifera* Bl., *Q. grosseserrata* Bl., *Q. ilicifolia* Wang., *Q. imbricata* Michx., *Q. lusistanica* Lam., *Q. pedunculata* Ehr., *Q. robur* L. и *Quercus* sp. — В Зап. Европе и в Сев. Америке.

Примечание. Ячевский (1927) отличает форму *M. penicillata* на видах дуба от *M. alphitoides* и других видов *Microsphaera* по характерным разветвлениям придатков и другим признакам. В Европе эта форма известна из Италии и Швейцарии. Кроме того, Ячевский предполагает, что указания о нахождении мучнистой росы на дубе в конце прошлого столетия на Черноморском побережье Кавказа относится именно к этой форме. Блумер (Blumer, 1933) также считает, что образцы, собранные Пассерини (Passerini) в Парме в 1875 г. отличаются от *M. alphitoides*, как и *Oidium quercinum* Thüm. на *Quercus racemosa* Lam. из Португалии. Последний вид Ячевский рассматривает как синоним *M. penicillata* Lév. f. *quercina* Jacz.

Salicaceae — Polulus

3) f. **populi** Jacz. Ячевский, Мучн.-росян. гр. (1927) 363.

Грибница на верхней стороне листовой пластинки, простирающаяся по всей поверхности листа в виде паутинистого сохраняющегося налета.

Клейстокарпии разбросанные, 95—100 μ в диаметре, с многогранными мелкими неправильными клетками перидия. Придатки числом 5—7, бесцветные, без перегородок, на вершине 3—5-кратно дихотомически разветвленные, в 1—1.5 раза длиннее диаметра клейстокарпия (75—130×5—6 μ), с закругленными и загнутыми конечными ветвями.

Сумки числом 5—6 в клейстокарпии, эллипсоидальные, 45—50×24 μ, на коротких ножках.

Споры числом по 4 в сумке, эллипсоидальные, 16×9 μ.

На *Populus tremula* L. — Европ. ч. — Верх.-Днепр.

Форма распространена на *Populus grandidentata* Michx в Сев. Америке.

Примечание. Сальмон (Salmon, 1900) полагал, что отмеченная на листьях *Populus* в Сев. Америке *Microsphaera* сомнительна, так как в этом случае клейстокарпии могли быть занесены на листья *Populus* с другого растения.

Однако на основании наших русских образцов Ячевский утверждает, что эта форма развивается на листьях *Populus tremula*, так как ему удалось наблюдать развитие грибницы, покрывающей всю верхнюю поверхность листьев, и немногочисленные клейстокарпии, прикрепленные к этой грибнице.

ФОРМЫ *MICROSPHAERA PENICILLATA*, НЕ ОБНАРУЖЕННЫЕ В СССР

Aquifoliaceae — Nemopanthus

4) f. **nemopanthi** Jacz. Ячевский, Мучн.-росян. гр. (1927) 348.

Syn.: *Microsphaera nemopanthi* Peck, Reg. Report. 38 (1886) 102.

Грибница на обеих сторонах листа, паутинистая, слабо развитая.

Придатки числом 5—12, равные по длине диаметру клейстокарпия, на вершине 4—5-кратно дихотомически разветвленные, окрашенные, с обратно загнутыми конечными ветвями. Сумки чаще по 4.

Споры числом 6—8.

На листьях *Nemopanthus canadensis* Karn. — В Сев. Америке.

Betulaceae — Carpinus

5) f. **carpini** Jacz. Ячевский, Мучн.-росян. гр. (1927) 350.

На листьях *Carpinus americanus* Michz. — В Сев. Америке.

Ячевский высказывает предположение, что эта форма, возможно, скорее относится к *M. betulae* Magn.

Betulaceae — Ostrya

6) f. **ostryae** Jacz. Ячевский, Мучн.-росян. гр. (1927) 350.

На листьях *Ostrya virginica* Willd. — В Сев. Америке.

Celastraceae — Celastrus

7) f. **celastri** Jacz. Ячевский, Мучн.-росян. гр. (1927) 352.

На листьях *Celastrus scandens* L. — В Сев. Америке.

Celastraceae — Evonymus

8) f. **evonymi** Jacz. Ячевский, Мучн.-росян. гр. (1927) 353.

На листьях *Evonymus* sp. — В Сев. Америке.

Ericaceae — Rhododendron

9) f. **rhododendri** Jacz. Ячевский, Мучн.-росян. гр. (1927) 354.

На листьях *Rhododendron nudiflorum* Torr. — в Сев. Америке.

Ericaceae — Vaccinium

10) f. **vaccinii** Jacz. Ячевский, Мучн.-росян. гр. (1927) 354.

На листьях *Vaccinium corymbosum* L. — В Сев. Америке.

Fagaceae — Castanea

11) f. **castaneae** Jacz. Ячевский, Мучн.-росян. гр. (1927) 354.

Грибница хорошо развитая, почти войлочная, на верхней стороне листовой пластинки.

Клейстокарпии 84—117 μ в диаметре, с правильными клетками перидия. Придатки числом 12—15, бесцветные, в 2—2.5 раза длиннее диаметра клейстокарпия (150—210 μ) и 5—8 μ толщиной, на вершине 3-кратно разветвленные, с загнутыми конечными ветвями. Сумки числом 6—8, 48—63×36—45 μ.

Споры числом 5—8, 19—27×10—15 μ.

На *Castanea dentata* Mil., *C. sativa* Mil. var. *americana* Bl. и *C. sativa* Mil. var. *japonica* Bl. — В Сев. Америке. В Европе на видах *Castanea* известен *M. alphitoides* Grif. et Maubl.

Fagaceae — Fagus

12) f. **fagi** Jacz. Ячевский, Мучн.-росян. гр. (1927) 355.

На листьях *Fagus atro-punicea* L. и *F. ferruginea* Sieb. — В Сев. Америке.

В Европе на видах *Fagus* известен *M. alphitoides* Grif. et Maubl.

Leguminosae — Gymnocladus

13) f. **gymnocladi** Jacz. Ячевский, Мучн.-росян. гр. (1927) 358.

На листьях *Gymnocladus* sp. — В Сев. Америке.

Oleaceae — Chionanthus

14) f. **chionanthi** Jacz. Ячевский, Мучн.-росян. гр. (1927) 357.

На листьях *Chionanthus virginica* L. — В Сев. Америке.

Oleaceae — Forestiera

15) f. **forestieri** Jacz. Ячевский, Мучн.-росян. гр. (1927) 357.

На листьях *Forestiera acuminata* Poir. — В Сев. Америке.

Oleaceae — Ligustrum

16) f. **ligustri** Jacz. Ячевский, Мучн.-росян. гр. (1927) 357.

На *Ligustrum medium* Franch. и *L. vulgare* L. — В Сев. Америке.

Oleaceae — Syringa

17) f. **syringae** Jacz. Ячевский, Мучн.-росян. гр. (1927) 357.

Syn.: *Microsphaera syringae* Magnus, Ber. Deutsch. Bot. Gesellsch. 16 (1898) 63. — *Microspaera Friesii* Lév. Ann. Sci. Nat. III sér. 15 (1851) 156 (pro parte).

Грибница на обеих сторонах листа, паутинистая.

Клейстокарпии 81—105 μ в диаметре. Придатки числом 6—10, бесцветные, с перегородкой у основания, в 1—1.5 раза длиннее диаметра клейстокарпия (90—150 μ) и 6—8 μ толщиной, 4—5-кратно разветвленные, с закругленными и загнутыми конечными ветвями. Сумки числом 6—8, 45—63×30—39 μ.

Споры числом 3—6, 18—21×9—14 μ.

На листьях *Syringa amurensis* Rupr. var. *japonica* и *S. vulgaris* L. — В Сев. Америке.

Ячевский на видах *Syringa* в СССР и в Зап. Европе отмечает особый вид *M. syringae* Jacz. (nec Magnus), сходный по строению придатков с *M. lonicerae*, но не с *M. penicillata*. Последний вид на сирени известен только в Америке.

Rhamnaceae — Ceanothus

18) f. **ceanotis** Jacz. Ячевский, Мучн.-росян. гр. (1927) 360.

Syn.: *Erysiphe ceanothi* Schweinitz, Syn. Fung. Amer. Bor. (1834) 269.
На листьях *Ceanothus americanus* L. — В Сев. Америке.

Simaroubaceae — Picrasma

19) f. **picrasmae** Jacz. Ячевский, Мучн.-росян. гр. (1927) 363.

На листьях *Picrasma quassioides* Benn. — В Японии.

Styraceae — Styrax

20) f. **styracis** Jacz. Ячевский, Мучн.-росян. гр. (1927) 363.

На листьях *Styrax japonicum* Sieb. — В Японии.

Ulmaceae — Ulmus

21) f. **ulmi** Jacz. Ячевский, Мучн.-росян. гр. (1927) 364.

На листьях *Ulmus americana* L. — В Сев. Америке.

Ulmaceae — Zelkowa

22) f. **zelkowae** Jacz. Ячевский, Мучн.-росян. гр. (1927) 364.

На листьях *Zelkowa acuminata* Planch. — В Японии.

ВИДЫ *MICROSPHAERA*, НЕ ОБНАРУЖЕННЫЕ В СССР

Bignoniaceae — Catalpa

20. **Microsphaera elevata** Burrill, Bull. Ill. State Lab. Nat. Hist. I (1876) 58.

Грибница на обеих сторонах листа, паутинистая.

Клейстокарпии 75—114 μ в диаметре, с неправильными угловатыми, 3—7 μ в диаметре клетками перидия. Придатки числом 8—10, жесткие, прямые или изогнутые, в 2—6 раз длиннее диаметра клейстокарпия (200—600 μ) и 4.5—9 μ толщиной, на вершине 3—4-кратно разветвленные, с короткими притупленными, слабо загнутыми конечными ветвями. Сумки числом 8, эллипсоидальные, на короткой ножке, 57—66×27—39 μ.

Споры числом 2—6, эллипсоидальные, 18—24×12—17 μ.

На *Catalpa bignonioides* Walt. и других видах. — В Сев. Америке.

Примечание. Сальмон (Salmon, 1900) этот вид объединяет с *M. vaccinii* Schw., называя его *M. alni* Wint. var. *vaccinii* Salm., который Ячевский (1927) с достаточным основанием относит к *Trichocladia* (*Tr. vaccinii* Jacz.). *M. elevata* Burr. от последнего вида легко отличается величиной клейстокарпиев и характером придатков.

Caprifoliaceae — Lonicera

21. **Microsphaera Magnusii** Blumer, Die Erysiphac. Mitteleurop. (1933) 299.

Syn.: *Microsphaera alni* (Wallr.) Lév. em. Salmon var. *divaricata* Wallr.

Грибница и конидиальные спороношения на обеих сторонах листа, как правило, в виде слабого налета.

Клейстокарпии на обеих сторонах листа, рассеянные, 55—100 μ, обычно 69—84 μ в диаметре, в среднем 75 μ. Придатки числом 5—15, в 2.5 и до 10 раз длиннее диаметра клейстокарпия с одной или несколькими перегородками, бесцветные, тонкостенные, на концах 2—4-кратно дихотомически разветвленные, с неправильным ветвлением, с ветвями первого порядка очень длинными и обратно загнутыми. Конечные ветви часто обратно загнутые. Сумки числом 3—7, 35—50×30—40 μ.

Споры числом 3—6, чаще 4—5, 18—25×10—12 μ.

На *Lonicera nigra* L. — В Зап. Европе. На *L. coerulea* L. — В Италии, Швейцарии. На *L. alpigena* L. — В Швейцарии. На *Rhamnus cathartica* L. — В Германии (по Блумеру).

Примечание. Впервые своеобразие формы на *Lonicera coerulea* из Италии отметил Ячевский (1927, стр. 324), который указал, что эта форма по морфологическим признакам близка к *M. divaricata* Lév. Блумер

(Blumer, 1933) также свой новый вид считает близким к *M. divaricata* Lév., от которого он отличается более мелкими клейстокарпиями.
От *M. lonicerae* Wint. этот вид резко отличается длиной придатков и характером их ветвления.

Cornaceae — Cornus

22. **Microsphaera pulchra** Cooke et Peck, Journ. of Botany, II (1872) 12.

Syn.: *Microsphaera penicillata* (Wallr.) Lév. f. *corni* Jacz. Ячевский, Мучн.-росян. гр. (1927) 353.

Грибница на нижней стороне листовой пластинки, исчезающая.

Клейстокарпии в большом количестве, 100—117 μ в диаметре. Придатки числом 13—16, в 1.5 или почти в 2 раза длиннее диаметра клейстокарпия (150—180 μ длиной) и 6—8 μ толщиной, бесцветные, без перегородок, на вершине 4—5-кратно дихотомически разветвленные, с короткими и сильно загнутыми конечными ветвями. Сумки числом 5—7, широко эллипсоидальные, 45—50×35—37 μ.

Споры числом 6—8, эллипсоидальные, 16—18×7—8 μ.

На *Cornus alternifolia* L. и *C. macrophylla* Wall. — В Сев. Америке.

Fagaceae — Fagus

23. **Microsphaera erineophila** Peck, Bull. Torr. Bot. Club, 10 (1883) 75.

Грибница и конидиальные спороношения слабо развиты, в виде паутинистого, сохраняющегося налета на галловых образованиях на листьях (эриноз).

Клейстокарпии 75—90 μ в диаметре (по Пеку при созревании чашевидно вдавленные), с неправильными клетками перидия 18×9 μ. Придатки числом 6—12, равные по длине диаметру клейстокарпия, у основания или по всей длине коричневые, на вершине бесцветные, 3—5-кратно дихотомически разветвленные, с конечными ветвями короткими, закругленными и обратно загнутыми. Сумки числом 3—6, чаще 4, 40—63×27—42 μ.

Споры числом 6—8, 15—23×9—13 μ.

На галлах (эриноз) на листьях *Fagus ferruginea* Sieb. — В Сев. Америке.

Примечание. Описанный вид морфологически сходен, особенно по строению придатков, с европейским видом *M. betulae* Magn. Сальмон (Salmon, 1900) считал описанный вид принадлежащим к *M. alni* Wint.

Fagaceae — Quercus

24. **Microsphaera abbreviata** Peck, 28 Reg. Report New York Stat. Mus. Nat. Hist. (1876) 64.

Syn.: *Microsphaera quercina* Burril. Bull. Ill. State Lab. Nat. Hist. II (1887) 424. — *Microsphaera quercina* Burr. var. *abbreviata* Atkinson, Journ. Elisha Mitch. Sc. Soc. 7 (1891) 00. — *Microsphaera alni* (Wallr.) Wint. em. Salmon, Mem. Torr. Bot. Club, 9 (1900) 129 (pro parte).

Грибница и конидиальные спороношения на верхней стороне листьев в виде слабо развитого налета (по Ячевскому грибница хлопьевидная, густая, обильная). Клейстокарпии 80—135 μ в диаметре, на обеих сто-

ронах листа, беспорядочно, редко рассеянные, с клетками перидия 20×12 μ. Придатки числом 6—22, короче диаметра клейстокарпия или едва равные ему, жесткие, прямые или слегка согнутые, 70—120 μ, реже до 160 μ длиной и 6—10 μ толщиной у основания, на вершине 4—5 дихотомически, часто несимметрично, разветвленные, с прижатыми ветвями, короткими и толстыми, и с конечными ветвями, закругленными и ясно обратно загнутыми. Каждые последующие ветви всегда тоньше предыдущих. Сумки числом 5—7, реже только 3, 50—81×30—54 μ.

Споры числом обычно 4, реже 3 или 5 (по Ячевскому 6—8), 23—30× ×12—17 μ.

На видах *Quercus*. — В Сев. Америке.

25. **Microsphaera densissima** (Schwien.) Cooke et Peck., Journ. of Botany, 8 (1872) 171.

Syn.: *Erysiphe densissima* Schwein. Syn. Fung. Amer. bor. (1834) 269. — *Microsphaera alni* (Wallr.) Wint. em. Salmon, Mem. Torr. Bot. Club, 9 (1900) 129 (pro parte). — *Microsphaera quercina* auct. *M. abbreviata* Peck (pro parte).

Грибница на верхней стороне листьев в виде резко очерченных белых или сероватых пятен.

Клейстокарпии крупные, 95—140 μ в диаметре. Придатки числом 6—20, в 1—2 раза длиннее диаметра клейстокарпия, на вершине многократно несимметрично разветвленные, часто неправильно, с постепенно утончающимися последующими ветвями и с обратно загнутыми конечными ветвями, реже прямыми. Сумки числом 5—8.

Споры чаще числом 8 в сумке или иногда 5—7, 23—28×12—16 μ.

На видах *Quercus*. — В Сев. Америке.

26. **Microsphaera extensa** Cooke et Peck, Journ. of Botany, II (1872) 12.

Syn.: *Microsphaera quercina* auct. (pro parte) — *M. quercina* Burr. var. *extensa* Atkinson, Journ. Elisha Mitch. Sc. Soc. 7 (1891) 72 — *M. alni* (Wallr.) Wint. em. Salmon var. *extensa* Salmon, Mem. Torr. Bot. Club, 9 (1900) 152.

Грибница и конидиальные спороношения на верхней стороне листьев в виде слабо развитого паутинистого налета.

Клейстокарпии на обеих сторонах листа, рассеянные или тесно скученные в группах, 100—135 μ в диаметре. Придатки числом 8—15, иногда до 20, бесцветные, тонкие, длинные, извилистые или изогнутые, тонкостенные, без перегородок, в 2—5 раз длиннее диаметра клейстокарпия (до 800 μ), на вершине 3—5-кратно, часто несимметрично дихотомически разветвленные, с конечными ветвями загнутыми назад. Сумки числом 3—7, на коротких ножках, 55—75×35—45 μ.

Споры числом 6, реже 4—5 или иногда 7—8, 22—28×12—16 μ.

На видах *Quercus* — в Сев. Америке.

Var. **pseudoamericana** Klika, Acta Botanica Bohemica, III (1924) 21.

Мицелий на нижней стороне листьев.

Клейстокарпии 87—105 μ в диаметре. Придатки числом 6—12, в 3—5 раз длиннее диаметра клейстокарпия (120—500 μ), 5-кратно дихотомически разветвленные, с неправильными прямыми конечными ветвями. Сумки числом 4—5, 45—60×24—33 μ.

Споры числом 8, 21×9 μ.

На *Quercus laurifolia* Miq. (*Q. Teysmannii* Blume). — В Чехословакии (по Клике).

Juglandaceae — Juglans
Rhamnaceae — Hovenia

27. **Microsphaera Jamadei** (Salm.) Sydow, Ann. Mycol. (1914) 160.

Syn.: *Microsphaera alni* var. Jamadei Salmon. Ann. Mycol. (1908) 3.

Вид этот впервые был описан Сальмоном как *M. alni* Wint. var. *Jamadei* Salm. В оригинальном диагнозе Сальмон не дает описания новой вариации и указывает только, что от типа она отличается менее разветвленными придатками, обычно 1—2-, реже 3-кратно. Ветви первого порядка преимущественно длинные, вторичные ветви — короткие. Конечные разветвления извилистые и загнутые назад. Клейстокарпии мелкие. Вначале эта вариация была описана на *Hovenia dulcis* Thunb. (*Rhamnaceae*), а затем обнаружены на *Juglans Sieboldiana* Max. (*Juglandaceae*) Сидов (Sydow, 1914) нашел необходимым эту вариацию выделить в качестве самостоятельного вида *M. Jamadei*, но и в этом случае без подробного диагноза. Ячевский (1927) в пределах этого последнего вида различает две формы:

а) f. *hoveniae* Jacz. — на *Hovenia dulcis* Thunb. в Японии.

б) f. *juglandis* Jacz. — на *Juglans Sieboldiana* Max.

Думается, что сравнение этих форм должно привести к описанию здесь двух самостоятельных видов на растениях, принадлежащих не только к разным родам, но и к разным семействам.

Leguminosae — Gleditschia

28. **Microsphaera Ravenelii** Berkeley, Grevillea, 4 (1876) 160.

Syn.: *Microsphaera penicillata* (Wallr.) Lév. f. *gleditschiae* Jacz. Ячевский, Мучн.-росян. гр. (1927) 358.

Грибница на обеих сторонах листа, обильная, паутинистая, исчезающая.

Клейстокарпии на обеих сторонах листовой пластинки, 105—135 μ. Придатки числом 10—20, бесцветные, равные по длине диаметру клейстокарпия (105—165 μ), 2—4-кратно разветвленные на вершине, с конечными ветвями тупыми и закругленными, расположенными под прямым углом. Сумки числом 8—12, эллипсоидальные, 48—60×33—36 μ, на короткой ножке.

Споры числом 3—4, эллипсоидальные, 21—24×10—14 μ.

На *Gleditschia triaconthos* L. — В Сев. Америке.

Примечание. Ячевский (1927) рассматривает этот вид в качестве формы сборного вида *M. penicillata*. Однако, как это видно из диагноза, *M. Ravenelii* отличается от *M. penicillata* прежде всего разветвлениями придатков и характером конечных разветвлений. Отличия заключаются и в других признаках (количество спор в сумках и др.).

Leguminosae — Lathyrus

29. **Microsphaera lathyri** (Jacz.).

Syn.: *Microsphaera penicillata* (Wallr.) Lév. f. *lathyri* Jacz. Ячевский мучн.-росян. гр. (1927) 359.

Грибница на обеих сторонах листьев, паутинистая.

Клейстокарпии беспорядочно разбросанные, многочисленные, 90—150 μ в диаметре, с неправильными клетками перидия 21×12 μ. Придатки числом 7—20, бесцветные, с перегородкой у основания, в 1—1.5 раза длиннее диаметра клейстокарпия (120—225 μ) и 6—9 μ толщиной, на

вершине 5—6-кратно дихотомически разветвленные, с ветвями первого порядка, образующими между собой, как правило, острый угол и с конечными ветвями прямыми или слегка загнутыми, часто удлиненными. Сумки числом 6—14, яйцевидные, 50—78×24—45 μ.

Споры числом 3—6, продолговато-эллипсоидальные, 21—27×10—15 μ.

На листьях *Lathyrus ochroleucus* Hoocker, L. *odoratus* L., *L. palustris* L., *L. venosus* Muhl. — В Сев. Америке.

Примечание. Ячевский относит этот вид в качестве специализированной формы к сборному виду *M. penicillata* Lév. Однако, как это видно из диагноза, величина клейстокарпиев, длина придатков и характер их ветвления позволяют хорошо отличать его от *M. penicillata* Lév.

Menispermataceae — Menispermum

30. **Microsphaera menispermi** Howe, Bull. Torr. Bot. Club, V (1874) 3.

Syn.: *Microsphaera penicillata* (Wallr.) Lév. f. *menispermi* Jacz. Ячевский, Мучн.-росян. гр. (1927) 357.

Грибница обильная, паутинистая, исчезающая.

Клейстокарпии рассеянные или скученные, мелкие. Придатки числом 10—20, равные по длине диаметру клейстокарпия. Сумки числом 5—6.

Споры числом 3—6.

На *Menispermum canadense* L. — В Сев. Америке.

Ячевский рассматривает этот вид в качестве специализированной формы *M. penicillata*.

Sabiaceae — Sabia

31. **Microsphaera pseudolonicerae** (Salmon) Blumer, Die Erysiphac. Mitteleurop. (1933) 351.

Syn.: *Microsphaera Alni* (Wallr.) var. *pseudo-lonicerae* Salm. Ann. Mycol. 6 (1908) 4. — *Microsphaera penicillata* (Wallr.) Lév, var. *pseudolonicerae* (Salm.) Jacz. Ячевский, Мучн.-росян. гр. (1927) 364.

На листьях *Sabia japonica* Max. — В Японии.

Впервые этот гриб был описан Сальмоном (Salmon, 1908) в Японии по сборам Иошинага 1906 г. как разновидность *M. alni*. Сальмон указывал, что эта форма отличается от *M. alni* Wint., встречающегося в Европе на видах *Lonicera*, наличием 3—5-кратного ветвления концов придатков, в то время как на видах *Lonicera* имеются придатки с 2—3-кратным ветвлением. По типу придатков с правильными ветвлениями и с прямыми конечными ветвями этот вид несомненно стоит близко к *M. lonicerae* Wint. Включая его в сборный вид *M. penicillata* Lév. в качестве особой разновидности, Ячевский (1927) вместе с тем подчеркивает его близость к *M. lonicerae* Wint., как об этом упоминал уже Сальмон, и считает, что эту разновидность было бы правильнее рассматривать как самостоятельный вид.

Блумер (Blumer, 1933), видимо, использовал эту мысль Ячевского и в разделе, касающемся описания иностранных видов *Microsphaera*, дает новое видовое название *M. pseudolonicerae* Salmon, хотя такого вида Сальмон не описывал, а предположение об оригинальности этой формы и о рассмотрении ее в качестве самостоятельного вида высказано было впервые Ячевским.

Вместе с тем указанное бинарное название *M. pseudolonicerae* дано было впервые Блумером, что, по правилам приоритета, позволяет считать его автором этого вида.

Santalaceae — Myoschilos

32. **Microsphaera myoschili** Neger, Berl, Deutsch. Bot. Gesellsch. XVII (1899) 241.

Грибница паутинистая, на обеих сторонах листьев, преимущественно на верхней.

Клейстокарпии скученные, в большом количестве, 90—120 μ в диаметре. Придатки числом 9—13, бесцветные, в 1—2 раза длиннее диаметра клейстокарпия (150—230 μ), на концах 6—7-кратно дихотомически разветвленные. Сумки числом 5—9, яйцевидные, 40—50×30—40 μ.

Споры числом 4—6, 12—15 μ длиной.

На листьях *Myoschilos oblongum* Ruiz. et Pav. В Аргентине.

Verbenaceae — Verbena

33. **Microsphaera ferruginea** Eriksson, Fungi paras. Scand. № 145 (1882).

Грибницы и конидиальные спороношения на обеих сторонах листа, порошистая, ржаво-коричневая, сначала в виде отдельных пятен, затем сливающихся. Конидии округлые, светлокоричневые, 28—32×16—18 μ.

Клейстокарпии разбросанные, погруженные в грибницу, 70—120 μ в диаметре, с мелкими, неправильными клетками перидия 18×10—12 μ. Придатки числом 4—12, в 1.5—2 раза длиннее диаметра клейстокарпия (до 240 μ) и 4.5—9 μ толщиной, бесцветные, без перегородок, у основания толстостенные, на вершине 3—6-кратно дихотомически разветвленные, с ветвями раскидистыми, расположенными под острым углом, с конечными ветвями короткими, тупыми и прямыми. Сумки числом 3—8, эллипсоидальные, 16—18×10—12 μ.

На *Verbena hybrida* (cult.). — В Швеции.

Эриксон сообщает, что в 1880 г. в Швеции на культурных *Verbena* гриб причинял очень сильный вред.

Описанный здесь вид очень интересен по окраске мицелиального налета и конидиальных спороношений.

Platanaceae — Platanus

34. **Microsphaera platani** Howe, Bull. Torr. Bot. Club, 5 (1874) 4.

Syn.: *Microsphaera penicillata* (Wallr.) Lév. f. *platani* Jacz. Ячевский Мучн.-росян. гр. (1927) 359.

Грибница на обеих сторонах листьев, паутинистая, исчезающая.

Клейстокарпии разбросанные в беспорядке, многочисленные, 75—96 μ в диамерте, с неправильными, варьирующими по форме и размерам клетками перидия. Придатки числом 5—9, бесцветные, с перегородкой у основания, в 1—1.5 раза длиннее диаметра клейстокарпия (120—135 μ) и 5—8 μ толщиной у основания, на вершине 4—5-кратно дихотомически разветвленные, с конечными ветвями короткими, закругленными или притупленными и загнутыми. Сумки числом 4—6, широко эллипсоидальные, 51—63×33—48 μ, на коротких ножках.

Споры числом 3—5, продолговато-эллипсоидальные, 21—33×12—18 μ.

На листьях *Platanus occidentalis* L. и *Pl. orientalis* L. — В Сев. Америке.

Rubiaceae — Cephalanthus

35. **Microsphaera semitonsa** Berk. et Curtis in Peck, Journ. of Botany, II (1872) 13.

Syn.: *Microsphaera penicillata* (Wallr.) Lév. f. *cephalanthi* Jacz. Ячевский, Мучн.-росян. гр. (1927) 362.

Грибница слабо развитая, исчезающая.

Клейстокарпии рассеянные. Придатки у основания коричневые, в 2 раза длиннее диаметра клейстокарпия, на вершине 3-кратно разветвленные.

Споры числом по 4 в сумке.

На листьях *Cephalanthus occidentalis* Lour. — В Сев. Америке.

Виды Microsphaera, подлежащие исключению

1. **Microsphaera tropaeoli** Roumeguère (Fungi gallici, exs. № 1936).

На *Tropeolum majus* L. — Во Франции.

Диагноза этого вида не существует. Ячевский при просмотре образцов, розданных в эксикатах, не нашел какого-либо следа гриба (Ячевский, 1927, стр. 488).

2. **Microsphaera Bresadolae** (Quél.) Bres. Sacc. Syll. Fung. 9 (1891) 369.

Syn.: *Podosphaera Bresadolae* Quél. Bresadola Fungi Tridentini, XXX (1882) 25.

На шляпке гриба *Arrhenia auriscalpi* (*Agaricaceae*). — В Италии.

Несомненно случайно приставшие к шляпке гриба клейстокарпии какого-то из *Microsphaera*.

ЛИТЕРАТУРА

Ячевский А. А. Карманный определитель грибов. 2. Мучнисто-росяные грибы. Л., 1927.

Arnaud G. et E. Foex. Sur l'Oidium des chênes. Compt. rend. Acad. Sci. Paris, 154, 1912, 1392.

Arnaud G. et E. Foex. Sur la forme perfaite de l'Oidium du chêne en France. Compt. rend. Acad. Sci. Paris, 154, 1912.

Behrens J. Die Perithecien des Eichenmehltaus in Deutschland. Zeitschr. f. Pflanzenkrankh., 31, 1921, 108—110.

Blumer S. Die Erysiphaceen Mitteleuropas mit besonderer Berucksichtigung des Schweiz. 1933.

Bouwens H. Untersuchungen über Erysipheen. Meded. uit het phytopath. Lab. Wille Commelin Scholten, 8, 1924, 3—47.

Bouwens H. Weitere Untersuchungen über Erysipheen. Ibidem Lab. Wille Commelin Scholten, 10, 1927, 1—18.

Buchheim A. Zur Kenntnis des Eichenmehltaus. Zeitschr. f. Pflanzenkrankh., 34, 1924, 1—11.

Bureau E. Effets de l'Oidium quercinum sur les différentes espèces des chênes. Compt. rend. Acad. Sci. Paris, 147, 1908, 817.

Fischer Ed. Eine Mehltaukrankheit des Kirschlorbeers. Schweiz. Obst- und Gartenbauzeit. 21, 1919, 314—315.

Fischer Ed. Weitere Beobachtungen über den Mehltau des Kirschlorbeers. Schweiz. Obst.- und Gartenbauzeit. 1923, 337—338.

Griffon et Maublanc. Les Microsphaera des chênes et les périthèces du blanc du chêne. Compt. Rend. Acad. Sci. Paris, 154, 1912, 935.

Griffon et Maublanc. Les Microsphaera des chênes. Bull. Soc. Mycol. France, 28, 1912, 88—103.

Hammarlund C. Zur Genetik, Biologie und Physiologie einiger Erysiphaceen. Hereditas, 6, 1925, 1—126.

Jorstad J. The Erysiphaceae of Norway. Oslo, 1925.

Klika J. Einige Bemerkungen über die Biologie des Mehltaus. Ann. Mycol., 20, 1922, 74—80.

Klika I. Notes sur la biologie des Erysiphées. Vestnik J. sjezdu ceskoslov. bot. Praga, 1923, 78—79.

Klika I. Monographi ceskych padli (Erysiphaceae). Masarikova Akad. Praze, 23, 1924, 1—80.

Klika I. Sur l'emplacement systématique du Microsphaera du blanc du chêne d'Europe et quelques remarques sur la biologie de cette espèce. Acta Botanica Bohemica, 3, 1924, 21—31.

Laubert R. Befal von Apfelbluten, durch Apfelmehltau. Gartenwelt, 24, 1920, 258—259.
Léveillé J. H. Organisation et disposition méthodique des espèces qui composent le genre Erysiphe. Ann. Sci. Nat., III sér., 15, 1851, 109—179.
Lind J. Danish Fungi as represented in the Herbarium of E. Rostrup. Copenhagen, 1913, 1—159.
Magnus P. J. Bornmuller. Iter Persicoturcicum. 1892—1893. Verh, Zool.-Bot. Gesellsch. Wien, 49, 1899, 101.
Maurizio A. Specialisierung der Podosphaera oxyacanthae de Bary. Vorl. Mitteilung. Mitteil. Naturf. Gesellsch. Bern, 1926, 22—23, 1927a.
Maurizio A. Zur Biologie und Systematik der Pomaceen bewohnenden Podosphaeren. Centrbl. f. Bakt., 2 Abt., 72, 1927b, 129—148.
Neger F. Ueber das epidemische Auftreten eines Eichenmehltaus. Naturw. Zeitschr. f. Forst- und Landwirtsch., 6, 1908, 539—541.
Neger F. Die systematische Stellung des Eichenmehltaupilzes. Naturw. Zeitschr. f. Forst- und Landwirtsch., 7, 1909, 114—119.
Neger F. Der Eichenmehltau Microsphaera alni Wallr. var. quercina. Naturw. Zeitschr. f. Forst- und Landwirtsch., 13, 1915, 1—30.
Noffrau. Observations sur le blanc du chêne en 1908. Bull. Soc. Nat. Agric. France, 69, 1909, 226—232.
Peglion V. Intorno allo svernamento dello oidio della quercia. Atti della R. Acc. dei Lindei, Roma, ser. 5, 29, 1911, 505—507.
Peglion V. La forma ascofora (Microsphaera quercina) dell'Oidio della quercia nel Bolognese. Atti della R. Acc. dei Lincei, Roma, ser. 5, 28, 1919, 197—198.
Raymond J. Péritèces de Microsphaera quercina (Schwl.) Burr. observés dans le Sud-Ouest de la France. Rev. Path. Veg. 11, 1924, 254—255.
Rose J. N. Mildews of Indiana. Bot. Gazette, 11, 1886, 60.
Salmon E. S. A monograph of the Erysiphaceae. Mem. Torrey Bot. Club, 9, 1900, 1—292.
Savulesku T. Considérations systématiques sur les Erysiphacées. Ann. Sci. Acad. d. Hautes Etudes Agr. Bucarest, 1, 1929, 1—17.
Savulesku T. u. C. Sandu-Ville. Die Erysiphaceen Rumänies. Ann. Sci. Acad. d. Hautes Etudes Agr. Bucarest, 1, 1929, 5—82.
Siemaszko W. Otocznie rosy amcznej na lisciach debu w Polsce. Las Polski, 12, 1924, 1—5.
Skoric V. Ueber die Perithecien des Eichenmehltaus in Kroatien. Forstl. Blätter d. jugoslavischen Forstvereins, 3, 1923, 120—127.
Skoric V. Erysiphaceae Kroatiae. Ann. pro Experiment. Foresticis. Glasnik za Šumske Pokuse, 1, 1926, 52—118.

— —

ТРУДЫ БОТАНИЧЕСКОГО ИНСТИТУТА ИМ. В. Л. КОМАРОВА
АКАДЕМИИ НАУК СССР

СЕРИЯ II, ВЫП. 10, 1956

Б. П. ВАСИЛЬКОВ

БЕРЕЗОВИК — KROMBHOLZIA SCABRA (FR.) KARST. — В СССР

Krombholzia scabra (Fr.) Karst. in Rev. myc. III (1881) 17. — *Krombholzia scabra* f. *scabra*, стр. 370, f. *melanea* (Smotl.) m., стр. 370, f. *cinnamomea* m., стр. 370, f. *albida* m., стр. 371, f. *media* m., стр. 371, f. *lignicola* m., стр. 371, f. chionea (Fr.) m., стр. 371, f. *squamulosa.*, стр. 372, f. *rotundifoliae* (Sing.) m., стр. 372, f. *oxydabilis* (Sing.) m., стр. 372, f. *roseofracta* (Sing.) m., стр. 373, f. *versicolor* m., стр. 373, — *Krombholzia scabpa* f. *chromapes* Sing. in Rev. myc. III, 6 (1938) 190. — *Krombholzia scabra* f. *coloratipes* Sing. in Rev. myc. V, 1 (1940) 12. — *Krombholzia scabra* ssp. *rotundifoliae* Sing. ibid. — *Krombholzia scabra* ssp. *nivea* Sing. ibid. — *Krombholzia scabra* f. *roseofracta* Sing. in Ann. myc, 1—2 (1942) 36. — *Krombholzia scabra* f. *subnivea* Sing. ibid. — *Krombholzia leucophaea* Gilb. Bolets (1931). — *Krombholzia nivea* Gilb. ibid., 118 et 184. — *Krombholzia nivea* f. *major* Sing. in Ann. myc. 1—2 (1942) 37. — *Krombholzia rotundifoliae* Sing. in Schweiz. Zeitschr. Pilzkunde XVI (1938) 18 (отд. оттиск). — *Krombholzia oxydabilis* Sing. ibid. — *Boletus scaber* Fr., Syst. myc. I (1821) 393, p. p.; Sacc., Syll. VI (1888) 41; Шер., Илл. опр. (1908—1909), 132; Ячевск. Опр. I (1913) 592. — *Boletus scaber* var. *chioneus* Fr. Syst. myc. I (1821) 394. — *Boletus scaber* var. *niveus* Weinm. Hym. et Gast. (1836) 303; Sacc. Syll. VI (1888) 41. — *Boletus scaber* ssp. *niveus* Konrad in Bull. Soc. Linn. Lyon, 8 (1935) 131. — *Boletus scaber* var.: *alutaceus*, *fuligineus*, *fuscus*, *olivaceus*, *areolatus*. *mutabilis*, *gracilipes* Peck in Bull. New York St. Mus. 2,8 (1889) 149. — *Boletus scaber* var. *alba* в книге Шер. Илл. опр. (1908—1909), 132. — *Boletus scaber* var. *candida* Jacz. Опр. I (1913) 593. — *Boletus scaber* f. *aerugineus* Killerm. Pilze Bauern. II (1925) 19. — *Boletus scaber* f. *alba* Sartory et Maire, Bolets. (1930) 388. — *Boletus scaber* ssp. *niveus* Konr. in Bull. Soc. Linn. Lyon, I, 10 (1932) 150. — *Boletus scaber* var. *oxydabilis* Vassilk. Съед. и ядов. гр. (1948) 39. — *Boletus plumbeobadius* P. Ramain (1944), ex P. Ramain in Suppl. Rev. mycol, XII, 2 (1947). — *Boletus* sp. n. Tuomk. in Luonnon Tutk. 54,4 (1950) — *Boletus scaber* var. *melaneus* Smotl. in Mycol. Sborn. XXVIII, 4—6 (1951) 70. — *Boletus leucophaeus* Pers. Myc. Eur. II (1825) 140 (sensu Konr. et Maubl.). — *Boletus rugosus* Fr. Bol. (1935) 14; Sacc. Syll. VI (1888) 41. — *Boletus holopus* Rostk. in Sturm, Deutschl. Fl. III, 5 (1844) 131. — *Boletus albus* Gillet in Rev. myc. III, 9 (1881) 5 (non Peck). — *Boletus Gilletii* Sacc. et Cuboni in Sacc. Syll. VI (1888) 46. — *Boletus versipellis* var. *niveus* Pat. Tab. anal. VII (1889) 63. — *Gyroporus scaber* Quél. Enchir. (1886) 162. — *Gyroporus scaber* var. *niveus* Quél. ibid. — *Trachypus scaber* Bat. Bolets (1908) 12. — *Trachypus scaber* var. *niveus* Bat. ibid. — *Trachypus scaber* Romagnesi in Rev. myc. IV, 3—4 (1939) 141. — *Trachypus scaber* f. *holopus* Romagnesi, ibid. —

Trachypus rugosus Bat. Bolets (1908). — *Trachypus leucophaeus* Konr. et Maubl. Agaricales II (1952) 116. — *Ceriomyces scaber* Murr. in Mycologia, 1 (1909) 146. — *Ceriomyces viscidus* Murr. in North Amer. Fl. IX (1910) 139, p. p. — *Tubiporus scaber* Rick. Vadem. (1918) — *Krombholziella aurantiaca* ssp. *leucophaea* Maire in Publ. Inst. bot. Barcelona, III, 4 (1937) 46. — *Krombholziella loucophaea* Imler in Bull. Soc. myc. LIV, 1 (1938) 61. — *Krombholziella leucophaea* var. *holopoda* Imler, ibid. — *Leccinum scabrum* Snell in Slipp. et Snell in Lloydia, VII, 1 (1944) 61. — *Leccinum oxydabile* Sing. in Amer. Midl. Nat., XXXVII, 1 (1947) 123. — *Leccinum scabrum* ssp. *niveum* Sing. ibid. 124. — *Leccinum scabrum* ssp. *rotundifoliae* Sing. ibid. — **Icon.**: Rostk. l. c., tab. 48 *Boletus holopus*; Mich.-Schulz, Führ. Pilzfr. I (1927) tab. 95 *Boletus scaber*; Kawam. Japan. fungi. (1930) tab. 175 *Boletus scaber*; Konr. et Maubl. Icon. sel. fung. V, (1935) tab. 409 *Boletus holopus*; Лебед. Грибы (1937) две таблицы без номера под назв. «Подберезовик — *Boletus scaber* (Bull.) Fr., обитатель сыроватых мест» и «Подберезовик — *B. scaber* (Bull.) Fr., растущий в сухих березовых насаждениях»; Васильк. l. c. табл. IV, 1 *Boletus scaber* var. *oxydabilis*, 2 var. *niveus*, 3 var. *scaber*. — **Березовик**. Другие названия: русск. — подберезовик, березовый гриб, обабок, челыш; укр. — підберезник; белор. — бабка чорная, падбярозавік, казак; чуваш. — хуран, кампи, хуранай; эстон. — kasepuravik, kase seen; латв. — bērzu bēca; литов. — lepšis, paberžis.

Шляпка 2.5—15 см в диаметре, сначала выпуклая, почти полушаровидная, потом до подушковидной, с неотделяющейся кожицей, голая, под лупой шагреневидная, с редкими белыми «волоконцами», или тонко войлочная, редко до волокнисто-чешуйчатой, сухая, иногда несколько трещиноватая, в сырую погоду несколько слизистая, белая, серая или бурая, до черной, чаще с более или менее значительными оттенками других цветов или переходной окраски между указанными, особенно часто серо-бурая, буровато-серая, иногда «пегая» — пятнистая, с очень светлыми и очень темными пятнами, при дотрагивании обычно не изменяется. Гименофор трубчатый, глубоко выемчатый, или почти свободный, с длинными, легко отделяющимися от мякоти трубочками с мелкими угловато-округлыми порами, беловатый, позднее грязно-сероватый и до серобуроватого, обычно с несколько более темными пятнами, очень редко розоватый. Ножка 4—15×1—3 см, цилиндрическая или чаще книзу постепенно утолщенная, реже несколько вздутая посредине, сплошная, тонковолокнистая, белая, книзу иногда сине-зеленая, на всем протяжении с более или менее продолговатыми белыми, серыми, бурыми или черными чешуйками. Мякоть мясистая, крепкая (средней плотности, уступает несколько осиновику) или мягкая, белая или зеленовато-белая и стекловидная (гигрофанная), в основании ножки иногда желтая или с сине-зеленым пятном, на изломе не изменяется или розовеет; без особого запаха и вкуса. — Гифы поверхности шляпки цилиндрические, гладкие или более или менее шиповатые, с перегородками, без пряжек, с конечными клетками, 5.5—9—11—18 (24) μ толщины, чаще с цилиндрическими конусовидно суженными, в проекции мечевидными, реже расширенными и закругленными к вершине, иногда членистые, до четковидных, бесцветные, буровато-серые, серо-бурые, бледножелтоватые, желто-буроватые. В толще поверхностных гиф нередко, а у некоторых экземпляров даже часто, встречаются как бы секреторные стекловидные гифы, обычно толще обыкновенных, местами более или менее вздутые, несколько разветвленные, как правило, желтые или ржавожелтые. Сфероцисты не наблюдаются, иногда на них очень походят отчленившиеся, вздутые,

Krombholzia scabra (Fr.) Karst.: *1* — f. *scabra*; *2* — f. *melanea* (Smotl.) Vassilk.; *3* — f. *chionea* (Fr.) Vassilk.; *4* — f. *rotundifoliae* (Sing.) Vassilk.; *5* — f. *roseofracta* Sing.; *6* — f. *versicolor* Vassilk.

широко эллипсоидальные конечные клетки гиф. Трама гименофора билатеральная. Дерматоцисты на ножке 37—150×10—13 μ, обычно булавовидные, бесцветные или более или менее окрашенные. Иногда на ножке встречаются дерматобазидии. Цистиды гимения 30—56×6—9—15 μ, различной формы. Базидии 20—40×10—12 μ, с 4, реже с 2 стеригмами. Споры (8)—11—18—21—(35)×3.7—4.5—5.5—7.5—(8) μ, эллипсоидально-веретеновидные, иногда с небольшой выемкой у нижнего (обращенного к стеригме) конца, от бесцветных (молодые) до желто-бурых, в массе охристо-бурые.

В березовых, редко ольховых (без березы?) и смешанных с березой лесах, а также в тундре, в альпийском и субальпийском поясах гор, на земле среди кустарниковых и кустарничковых видов березы, на самых различных по составу и увлажнению почвах, в самых различных ассоциациях; однажды встречен на пне осины. Образует микоризу, по-видимому, со всеми видами березы и притом только с ними, а не с какими-либо другими древесными породами (см. примечание). Встречается очень часто и нередко очень обильно, в июне-октябре. — Арктика: Аркт. Европа, Аркт. Сиб.; Европ. часть: все районы; Кавказ: все районы; Зап. Сибирь: все районы; Вост. Сибирь: все районы; Дальн. Восток: все районы; Ср. Азия: Тянь-Шань (окр. г. Алма-Ата). — Вне СССР: Европа, Гренландия, Китай, Япония, Сев. Америка.

Съедобен свежий, сушеный, маринованный, 2-й или 3-й категории ценности (в зависимости от систематической формы гриба); при высушивании чернеет, почему и относится в продаже в так называемым «черным грибам».

КЛЮЧ ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ФОРМ БЕРЕЗОВИКА

А. Шляпка белая, беловатая, к старости иногда темнеет. Чешуйки на ножке белые.
  Б. Мякоть белая, крепкая.
    В. Споры 5—7.5 μ толщины. На древесине. . . 6. f. **lignicola.**
    ВВ. Споры 3.7—5.5 μ толщ. На среднеувлажненной почве . . . . 4. f. **albida.**
  ББ. Мякоть стекловидная (гигрофанная), мягкая. На болотах, в сырых лесах. . . . . 7. f. **chionea.**
АА. Шляпка не белая, редко выцветает до беловатой (f. *rotundifoliae*).
  Б. Чешуйки ножки белые, слегка темнеющие.
    В. Мякоть слегка розовеет на изломе. Споры до 5.5 μ толщины . . . . 5. f. **media.**
    ВВ. Мякоть не розовеет. Споры до 7.5 μ толщиной . . . . 9. f. **rotundifoliae.**
  ББ. Чешуйки ножки серые, бурые, до черных, редко вверху ножки белые.
    В. Мякоть на изломе более или менее розовеет.
      Г. Шляпка темная, темносерая, бурая или чаще «пегая», с темными и очень светлыми, почти белыми пятнами.
        Д. Гименофор не розоватый. Мякоть на изломе сначала белая. Гифы поверхности шляпки до 18 μ толщиной . . . . 11. f. **roseofracta.**
        ДД. Гименофор розоватый. Мякоть сначала стекловидная. Гифы поверхности шляпки до 11 μ толщиной . . . . 12. f. **versicolor.**
      ГГ. Шляпка желто-бурая, охряно-коричневая . 10. **oxydabilis**

ВВ. Мякоть на изломе не розовеет.

Г. Шляпка голая или тонко войлочная, не чешуйчатая. Споры 3.7—5.5—6 μ толщ. В березовых и смешанных с березой лесах, в тундре с карликовой березой.

Д. Шляпка буроватая, серо-буроватая, темносерая, умбровая, черно-бурая, пятнистая. Гифы поверхности шляпки до 8 (11) μ, реже толще.

Е. Шляпка буроватая, серо-буроватая. На среднеувлажненных почвах . . . . 1. f. **scabra.**

ЕЕ. Шляпка умбровая, темносерая, черно-бурая пятнистая. На сыроватых почвах . . . . 2. f. **melanea.**

ДД. Шляпка коричневая, коричневатая. Гифы поверхности шляпки до 18 μ толщиной. . 3. f. **cinnamomea.**

ГГ. Шляпка вросше-волокнисто-чешуйчатая. Споры 5—7.5 μ толщиной. В ольшанике . . . . 8. f. **squamulosa.**

1. Forma **scabra.** — *Boletus scaber* Fr. (1821), *Krombholzia scabra* Karst. (1881), *Gyroporus scaber* Quél. (1886), *Trachypus scaber* Bat. (1908) et Romagnesi (1939), *Tubiporus scaber* Rick. (1918). — **Березовик обыкновенный** (табл., *1*).

Шляпка обычно более или менее буроватая, серо-буроватая. Ножка с темными, до черных, чешуйками. Мякоть на изломе не изменяется. — Гифы поверхности шляпки обычно не толще 6—11 μ. Споры обычно 3.7—5.5 μ толщиной.

В березняках, по опушкам лесов, близ отдельных деревьев березы, на различных почвах, при средних условиях увлажнения. Произрастает в лесной зоне Европейской части СССР и Сибири, в июне—сентябре. Встречается очень часто и очень обильно. Вне СССР известен в Средней Европе, Скандинавии.

2. Forma **melanea** (Smotl.) Vassilk. comb. nova. — *Boletus scaber* var. *melaneus* Smotl. (1951) — **Березовик черный** (табл., *2*).

Шляпка темная, умбрового, серо-бурого, темносерого или черно-бурого цвета. Ножка с сероватыми, темносерыми или черными, чаще мелкими чешуйками. Мякоть не изменяется. — Гифы поверхности шляпки до 9 (11) μ толщиной. Споры 3.7—5.5 μ толщиной.

В березняках, обычно на более или менее сыроватой почве. Собран в лесотундре и лесной зоне СССР: в Хибинах, в Ленинградской области, а также на склонах сопок в Прибайкалье. Вне СССР известен в Чехословакии.

3. Forma **cinnamomea** Vassilk. f. nova. — **Березовик коричневый.**

A f. *scabra* pileo cinnamomeo, squamulis parvis numerosis, apice stipitis albis, basi ad nigras, hyphis pilei superficialibus crassioribus, ad 18 μ crassis, sporis non nihil crassioribus, 4.5—6 μ crassis differt.

Шляпка до 12 см, коричневатая, коричнево-буроватая, сходна по окраске со шляпкой у обычного белого гриба — *Boletus edulis*. Ножка с многочисленными мелкими, вверху ножки беловатыми, внизу до черных, иногда на всем протяжении светлобуроватыми чешуйками. Мякоть белая, не изменяется на изломе или слегка сереет. — Гифы поверхности шляпки заканчиваются или обычной удлиненно-конической клеткой до 9 μ толщиной, или более толстой, до 16 μ, или, наконец, эллипсоидальной, даже шаровидной, до 18 μ в диаметре.

В березовых и смешанных с березой лесах. Встречен в Хибинах, Карельской АССР и Марийской АССР, в июле—августе.

4. Forma **albida** Vassilk. f. nova. — **Березовик беловатый.**

A f. *scabra* pileo lutescente-albo et squamulis stipitia albis differt. A f. *chionea* statura robustiore, sporis angustioribus ad 5.5 μ crassis, necnon habitatione (haud in paludibus) recedit.

Шляпка белая, местами изабелловая или грязновато-желтоватая. Ножка с белыми чешуйками. Мякоть не изменяется. — Гифы поверхности шляпки до 9 μ толщиной. Споры 3.7—5.5 μ толщиной.

Встречен в Карельской АССР, в окр. Кивача, в березово-еловом лесу (не сыром), 29 VII 1951; известен и из средней полосы Европейской части СССР.

5. Forma **media** Vassilk. f. nova — **Березовик средний.**

A f. *scabra* squamulis stipitis albis et carne vix rosescente differt; a f. *rotundifoliae* sporis angustis ad 5.5 μ crassis; a f. *chionea* pileo colorato et sporis angustis; a f. *roseifracta* et f. *oxydabili* squamulis albis et hyphis pilei superficialibus angustis distinguitur.

Шляпка буроватая, буровато-сероватая. Чешуйки на ножке белые, беловатые, с возрастом слегка темнеют. Мякоть белая, на изломе очень слабо розовеет. — Гифы поверхности шляпки до 8 μ толщиной. Споры 4—5.5 μ толщиной.

Встречен на пересохших болотцах с березой и вейником — *Calamagrostis lanceolata* — в покрове, в Марийской АССР (Среднее Поволжье), в августе.

6. Forma **lignicola** Vassilk. f. nova. — **Березовик древесный.**

A f. *scabra* pileo et stipitis squamulis pallidis albicantibus et sporis crassioribus ad 7.5 μ crassis distinguitur; a f. *chionea* carne firmiore, a f. *albida* sporis crassioribus et ab his omnibus matrice (lignum *Populi tremulae*) differt.

Шляпка белесоватая, так же как и чешуйки ножки. Мякоть мясистая, крепкая, не рыхлая (характер мякоти на изломе не был отмечен в свежем состоянии). — Гифы поверхности шляпки гладкие или шереховатые, с конечными клетками 5—7.5 μ толщиной. Споры 14—19×5—7.5 μ.

Встречен однажды Т. Л. Николаевой в Ленинградской области, близ ст. Поселок, в лесу по р. Оредеж, на пне осины, 3 IX 1949.

7. Forma **chionea** (Fr.) Vassilk. comb. nova. — *Boletus scaber* var. *chioneus* Fr. (1821), *Boletus scaber* var. *niveus* Weinm. (1836), *Boletus holopus* Rostk. (1844), *Boletus albus* Gillet (1881), *Gyroporus scaber* var. *niveus* Quél. (1886), *Boletus Gilletii* Sacc. et Cuboni (1888), *Boletus versipellis* var. *niveus* Pat. (1889), *Trachypus scaber* var. *niveus* Bat. (1908), *Boletus scaber* var. *alba* в кн.: Шер. Илл. опр. (1908—1909), *Boletus scaber* var. *candida* Jacz. (1913), *Boletus scaber* f. *aeruginascens* Killerm. (1925), *Boletus scaber* f. *alba* Sartory et Maire (1930), *Krombholzia nivea* Gilb. (1931), *Boletus scaber* ssp. *niveus* Konr. (1932), *Krombholziella leucophaea* var. *holopoda* Imler (1938), *Trachypus scaber* var. *holopus* Romagn. (1939), *Krombholzia scabra* ssp. *nivea* Sing. (1940), *Krombholzia nivea* f. *major* Sing (1942), *Leccinum scabrum* ssp. *niveum* Sing. (1947). — **Березовик болотный** (табл., *3*).

Шляпка до 4, редко до 5 см в диаметре, голая или слабо войлочная, белая, беловатая, часто с зеленоватым оттенком, к старости становится желтоватой с зеленоватыми пятнами, а в сухую погоду темнеет до зеленовато-бурой. Чешуйки ножки белые, позднее, при указанных выше условиях, несколько темнеют. Мякоть более мягкая, чем у березовика

обыкновенного (f. *scabra*), зеленовато-белая, стекловидная, (гигрофанная), в ножке иногда желтая или с зеленоватыми или синеватыми пятнами, на изломе не изменяется. — Гифы поверхности шляпки с конечными клетками до 7 μ толщиной, у молодых, белых, экземпляров бесцветные, у старых, окрашенных, встречаются как бесцветные, так и серовато-буроватые. Споры 13—17—20 (25)×4.5—7 (7.5) μ.

В сырых березовых и смешанных с березой лесах, на различных типах болот, в том числе сфагновых, с березой.

Широко распространен в северной половине Европейской части СССР; отмечен также в Закавказье, в окрестностях Батуми (Батумский ботанический сад); распространение за Уралом не выяснено. Произрастает обычно в августе—сентябре. Встречается местами очень часто и обильно. Вне СССР известен в Западной и Средней Европе, в Скандинавии.

Используется в пищу в незначительном количестве только свежесобранный. Гриб 3-й категории ценности. В заготовку не идет из-за некрепкой мякоти, которая уже в корзинке сборщика нередко сминается и становится полурасплывшейся.

8 Forma **squamulosa** Vassilk. f. nova. — **Березовик тонкочешуйчатый.**

A f. *chionea* pileo majore, ad 7.5 cm diametro, tomentoso, ad fibroso-squamulosum, virescente-brunneo, hiphis pilei superficialibus crassioribus, et habitatione (in alneto) differt. Ab omnibus formis pileo fibroso-squamuloso bene dignoscitur.

Шляпка до 7.5 см, вросше-войлочная, до тонко волокнисто-чешуйчатой, зеленовато-буроватая, в средине до темнобурой. Ножка 10×1 см, с мелкими темноватыми чешуйками (сухой образец). — Гифы поверхности шляпки с конечными клетками 7—16 μ толщиной, с заостренной или округленной вершиной. Споры 14—18×5—7.5 μ.

Встречен однажды в Марийской АССР, в долине р. М. Кундыша, в ольшанике (имелась ли береза?), на перегнойной почве (собранные грибы были уже несколько переросшими и отчасти подсохшими), 27 IX 1938.

9. Forma **rotundifoliae** (Sing.) Vassilk., comb. nova. — *Krombholzia rotundifoliae* Sing. (1938), *Krombholzia scabra* ssp. *rotundifoliae* Sing. (1940). — *Krombholzia scabra* f. *subnivea* Sing. (1942), *Leccinium scabrum* ssp. *rotundifoliae* Sing. (1947). — **Березовик алтайский** (табл., *4*).

Шляпка до 7 см, бледно охряно-сероватая, светлобуроватая, цвета загара, почти беловатая, в старости и при засухе иногда темнее и несколько трещиноватая. Ножка с белыми, позднее слегка темнеющими чешуйками. Мякоть белая или слегка гигрофанная, не изменяется на воздухе, средней плотности, как у f. *scabra*, а не мягкая, как у f. *chionea*. — Гифы поверхности шляпки до 7(9) μ толщиной. Споры 4.5—7.5 μ толщиной.

В альпийском поясе гор, в тундре, реже в редких сыроватых березово-сосновых лесах средней полосы, среди сфагновых, политриховых и других мхов, с *Betula rotundifolia* (inde nomen), *B. nana*, *B. Middendorffii* и *B. pubescens*.

Встречен на Алтае, в Якутской ССР (нижнее течение Колымы), в Хибинах, в Марийской АССР. Произрастает в июле—августе.

10 Forma **oxydabilis** (Sing.) Vassilk. comb. nova. — *Krombholzia oxydabilis* Sing. (1938), *Leccinum* oxydabile Sing. (1947). — **Березовик окисляющийся.**

Шляпка крупная, желто-бурая, охряно-коричневая, в старости до бурой, часто трещиноватая. Ножка с темными, позднее до черных, круп-

ными чешуйками. Мякоть крепкая, на воздухе розовеет. — Гифы поверхности шляпки с конечными клетками как обычными тонкими, удлиненно-коническими, до 8 μ толщиной, так и расширенными, членистыми, до 18 (22) μ толщиной. Споры 4.5—6(6.5) μ толщиной.

В Алтайском заповеднике на лесной поляне под березой собран Р. Зингером и Л. П. Васильевой в сентябре 1937 г.; в Марийской АССР — в сосново-березняке с молинией собран автором в июле 1939 г.

Описание формы сделано в основном по аутентичному экземпляру, определенному Зингером, хранящемуся в гербарии Ботанического института АН СССР, и частично — по диагнозу вида *K. oxydabilis* Sing.

Гриб (гербарный экземпляр) по внешнему виду очень походит на f. *rotundifoliae*, отличаясь от него более узкими спорами, более толстыми конечными клетками гиф поверхности шляпки и порозовением мякоти на изломе в свежем состоянии.

11. Forma **roseofracta** Sing. (1942). — *Boletus scaber* var. *oxydabilis* Vassilk. (1948).? *Boletus plumbeobadius* P. Ramain (1944), *Boletus* sp. nova Tuomik. (1950). — **Березовик розовеющий** (табл., *5*).

Шляпка войлочная или голая, темносерая, бурая или чаще «пегая» — очень темные участки чередуются со светлыми, иногда почти белыми. Ножка книзу обычно сильно утолщенная до клубневидной, с темносерыми, чаще крупными чешуйками, внизу обычно сине-зеленая. Мякоть белая, на изломе более или менее розовеет, в основании ножки отчасти сине-зеленая. — Гифы поверхности шляпки как с обычными удлиненно-коническими узкими, до 8 μ, конечными клетками, так и с расширенными, до 18 μ толщиной. Споры 5—7.5 (8) μ толщиной, у молодых экземпляров 4.5—6 μ.

Весь гриб крепкий, мясистый.

В изреженных сыроватых березняках, на пересохших болотцах с березой, в тундре с *Betula nana*. Появляется только осенью, в конце августа—сентябре; встречается не редко, но не обильно. Известен из Хибин, Ленинградской области, Марийской АССР, Украинской ССР (окр. Киева), северо-восточной Сибири (Анадырь), Приморья (окр. Владивостока). Вне СССР известен в Финдяндии.

12. Forma **versicolor** Vassilk. f. nova. — **Березовик разноцветный** (табл., *6*).

A f. *oxydabili* et f. *roseofracta* hymenophoro roseolo, carne hygrophana, hyphis pilei superficialibus latis nullis, sporis vix angustioribus differt.

Шляпка неровной окраски, с бурыми и почти белыми пятнами (мраморная). Гименофор грязно-розоватый с более темными пятнами. Ножка с темносерыми чешуйками. Мякоть стекловидная (гигрофанная), на изломе розовеет, у основания ножки по краю синяя. — Гифы поверхности шляпки до 9(11) μ толщиной. Споры 4.5—6 μ толщиной.

Встречен однажды в березовом (*Betula tortuosa*) лесу со сфагном, близ Ботанического сада в Хибинах.

Можно вполне согласиться с Имлером (Imler, 1934, стр. 303), что самые обычные виды грибов наименее изучены. Кто не знает, например, обычнейшего у нас березовика, и тем не менее в систематической литературе понимание его очень различно, номенклатура запутана, хорошо известная всем любителям грибов природная изменчивость его слабо выявлена и недостаточно описана.

Большинство специалистов-микологов, писавших ранее о березовике, называли его *Boletus scaber* Bull., под этим названием он и вошел

почти во всю научно-популярную микологическую литературу. Однако несмотря на это объем вида не был достаточно ясен. Дело в том, что диагноз вида у Бюйяра (Bulliard, 1791) был краток и неотчетлив, но при этом об изменении мякоти гриба на изломе в нем сказано, что она становится виннокрасной («vineuse»), хотя на рисунке это вовсе не выражено.

В настоящее время, когда отправной точкой для номенклатуры агариковых грибов стал считаться 1821 г., т. е. год выхода «Systema mycologicum» Фриза, бюйяровское понимание вида березовика потеряло свое значение. Но и обращение к Фризу в этом отношении мало что проясняет.

Как известно, Фриз в указанном труде под названием *Boletus scaber* принимал и осиновики и березовики вместе, считая их лишь отдельными разновидностями одного вида и очень кратко характеризуя каждую из них. В отношении же изменения мякоти на изломе сказал про всех вообще: «Caro alba, immutabilis, subinde nigrescens», т. е.: «мякоть белая, неизменяющаяся, потом чернеющая». Фраза эта очень неопределенна в том смысле, что если мякоть не изменяется, то как же потом она чернеет, и наоборот; затем ничего не сказано о том, что осиновики на изломе, как правило, розовеют, синеют и лиловеют.

Естественно, что неопределенности в таксономии вполне соответствовала и соответствует неопределенность в номенклатуре вида. Можно лишь отметить, что последняя разновидность из составляющих обширный вид *Boletus scaber* у Фриза, которая идентифицирована этим автором с *Boletus scaber* Бюйяра, может претендовать и, как увидим далее, будет принята в качестве исходной для названия вида в нашем смысле.

После Фриза некоторые авторы, основываясь на том же типе Бюйяра (или позднейшего Фриза), переводили этот вид в другие роды, часто не сообщая ничего о признаке изменения мякоти. А в результате этого, когда было выявлено, что имеется особый вид, близкий к березовику, именно грабовик — *Krombholzia pseudoscabra* (Kallenb.) Vassilk., с изменяющейся мякостью, то возник вопрос, за которым из них, т. е. за березовиком или грабовиком, оставить видовой эпитет *scaber*? Большинство микологов в своих работах оставляли его за березовиком, а французские микологи — за грабовиком, применив в отношении к первому из них персоновское название *Boletus leucophaeus*. При этом Имлер заявил, что истинное решение данного вопроса должно принадлежать французам как соотечественникам Бюйяра. Но такое решение в данном случае неосновательно, особенно принимая во внимание, что непосредственных продолжателей, которым мог бы Бюйяр передать свое понимание вида, не было и, таким образом, непосредственная преемственность отсутствовала.

Теперь, поскольку понимание вида у первых авторов — Бюйяра и Фриза — для нас оказалось неясным, то пришлось обратиться к авторам последующим, и первым из них, который ограничил объем вида в нужном для нас направлении, оказался Карстен (Karsten, 1881). При описании вида он указал березовик из Швеции, где наиболее распространенной и часто встречающейся формой, как и вообще на севере Европы, является наша обычная f. *scabra* с неизменяющейся мякотью, а затем (в 1882 г.) он прямо отметил этот признак при описании вида и идентифицировал последний с *Boletus scaber* Bull.

Исходя из этого, мы и решили примкнуть в данном случае к большинству микологов, применяя эпитет *scaber* к описываемому здесь нами виду *Krombholzia scabra*, а не, как французские микологи, — к *K. pseudoscabra*. Вместе с тем мы не могли принять и старого видового эпитета — *leucophaeus*, поскольку исходный *Boletus leucophaeus* в понимании прежних

авторов (Персон, Фриз) оказывается тоже сомнительным и, возможно, относящимся к *K. pseudoscabra*.

Коснувшись номенклатуры вида в целом, необходимо пояснить еще запутанное положение с названием одной из обычнейших форм березовика, именно f. *chionea*, которая в смысле особой систематической единицы, существующей в природе, не вызывала ни у кого сомнения, но систематический ранг, а также название ее претерпели целый ряд изменений и в современной литературе указываются очень различно. Оставив в стороне вопрос о ранге, поскольку обоснование принятого нами будет дано далее, остановимся здесь пока на названии.

Фриз (Fries, 1815, стр. 111) впервые описал эту форму как особый вид под названием *Boletus niveus*. Затем в 1818 г. (Fries, 1818, стр. 250) он ошибочно указал его под названием *B. chioneus*, со ссылкой на тот же свой труд 1815 г. и на ту же страницу, где вид был описан под названием *B. niveus*. Ошибка или точнее описка произошла потому, что эпитеты *niveus* и *chioneus* значат одно и то же — с н е ж н о б е л ы й, что соответствует признаку окраски гриба, но первый взят из латинского, а второй — из греческого языка. Позднее в «Systema mycologicum» (1821) Фриз этот вид низвел до положения разновидности от вида *Boletus scaber* и при этом опять в качестве синонима привел *B. chioneus* со ссылкой на первое описание 1815 г.

Далее, в 1836 г., Вейнман первый после Фриза описал *Boletus scaber* почти так же, как Фриз в «Systema mycologicum», но синонимом интересующей нас разновидности указал *Boletus niveus* Fr., почему мы в синонимике, исходя из современных правил номенклатуры, и указали автором бинома *Boletus niveus* не Фриза, а Вейнмана.

В 1913 г. Ячевский, описывая эту же форму, назвал ее *Boletus scaber* var. *candida* Weinm., т. е. приписал это название Вейнману, однако у последнего слово «candidus» приведено не в смысле названия разновидности, а только как наиболее яркий диагностический признак — окраска всего плодового тела гриба.

Учитывая, что в микологической литературе данная форма гриба имеет еще и другие названия, кроме указанных, мы решили в этом случае поступить чисто формально: основываясь безоговорочно на правилах ботанической номенклатуры, принять тот эпитет, который указан в «Systema mycologicum» Фриза, т. е. *chioneus*.

Далее рассмотрим ряд признаков березовика, которые имели или имеют в настоящее время значение при выделении тех или иных систематических подразделений внутри этого вида.

1. О к р а с к а шляпки. Одним из самых ярких признаков, бросающимся всем в глаза, у шляпочных грибов обычно является окраска шляпки, которая у березовика варьирует в сильнейшей степени — от снежнобелой до черной и от охристо-желтой до бурой. При этом в некоторых случаях ту или иную окраску шляпки удается связать с определенными условиями произрастания гриба: степенью влажности субстрата или воздуха, освещением и т. д., а также возрастом самого плодового тела; в других случаях этого сделать еще не удается из-за недостатка наблюдений в природе.

У березовика, растущего на болотах, обычно наблюдается белая или беловатая окраска шляпки — f. *chionea*. Эту форму прежде и выделяли в особый вид. Однако наши наблюдения в Хибинах и в некоторых других местностях СССР показали, что с возрастом и при значительной сухости воздуха шляпка гриба темнеет до бурой. Если же старение плодового тела происходит при значительной влажности воз-

духа, то она становится только грязно-зеленоватой, затем размягчается и исчезает.

Здесь интересно отметить, что кроме f. *chionea* на болотах, правда обычно более или менее пересохших, встречается еще особая форма — f. *roseofracta*, с темной, темносерой, до черной, или с пятнистой шляпкой. Исходя из того, что две данные формы растут в более или менее сходных, сыроватых условиях, казалось бы естественее предположить, что они относятся к различным видам, тем более, что у них имеются и другие, на первый взгляд довольно резкие отличия. Но тем не менее при большом количестве наблюдений нам ни разу не удавалось видеть их в непосредственной близости друг к другу. Кроме того, при знакомстве с другими видоизменениями березовика становится очевидным, что как этот признак окраски шляпки, так и другие, свойственные f. *roseofracta*, частично встречаются и у ряда других форм (например f. *melanea*). Все это не позволило нам удержать данные две единицы в ранге самостоятельных видов, а наоборот, заставило низвести до обычных модификационных форм одного вида.

2. Окраска гименофора. Окраска гименофора у березовика обычно более или менее постоянна, беловатая, светлосероватая, с возрастом более или менее буреющая и только очень редко розоватая.

В наших сборах березовик с розоватым гименофором встретился лишь однажды, в Хибинах, в лесу из *Betula tortuosa* со сфагном в покрове. Судя по Кокеру и Бирсу (Coker a. Beers, 1943), в Северной Америке грибы с такой окраской гименофора встречаются чаще. Какие причины вызывают порозовение гименофора — пока не известно. Мы такой березовик выделяем в особую форму — f. *versicolor*, характеризующуюся наряду с указанным признаком еще и рядом других, в основном сходных с таковыми у f. *roseofracta* и f. *melanea*.

Было бы очень интересно узнать, комбинируются ли эти признаки с розовой окраской гименофора также и у грибов, произрастающих в Северной Америке.

3. Окраска чешуек. Окраска чешуек ножки у березовика варьирует от снежнобелой до черной со всеми переходами. Этот признак обычно более или менее хорошо увязывается с условиями произрастания или, точнее, с условиями влажности почвы и воздуха, при которых произрастает гриб, причем белые чешуйки соответствуют влажным условиям, а черные, наоборот, засушливым. На окраске чешуек, как правило, довольно заметно сказывается также возраст гриба. С возрастом они обычно несколько темнеют, темнеют и у сорванных грибов в связи с их увяданием.

4 Опушение шляпки. Прежние авторы при определении грибов из круга форм березовика придавали большое значение признаку опушенности шляпки. Иногда по одному этому признаку выделяли даже особые виды, причем, как правило, для березовика считалась характерной именно голая шляпка. Но судя по нашим наблюдениям, а также наблюдениям других авторов, у березовика, у самых различных форм его, если не у всех, при определенных условиях погоды молодые плодовые тела обычно вырастают со шляпкой, более или менее опушенной. При этом в одних случаях опушение остается до старости (у f. *squamulosa* переходит даже в чешуйчатость, сохраняющуюся до конца жизни плодового тела), в других же, чаще с возрастом, вскоре исчезает и шляпка становится голой.

В последнее время, особенно благодаря французским микологам, было обращено внимание систематиков на опушение или неопушение

шляпки не вообще, а на микроскопическое строение эпикутиса шляпки, на характер и толщину образующих его гиф и особенно конечных клеток последних.

Проанализировав огромный материал, собранный в самых различных местообитаниях и в разных местностях СССР, относящийся ко всем установленным нами формам березовика, мы пришли к выводу, что и этот признак не всегда постоянен, подвержен колебаниям. Правда, у такой формы, как f. *chionea*, нам никогда не удавалось видеть иных гиф, кроме тонких, 6(7) μ в диаметре, с обычными удлиненно-коническими конечными клетками. Но, с другой стороны, у f. *roseofracta*, у образцов, собранных в окрестностях Киева, пришлось видеть, что у молодых экземпляров, растущих в непосредственной близости к взрослым, толщина гиф равнялась тоже 5—9 μ, с конечными клетками обычной заостренной формы, а у взрослых наряду с такими же имелись еще и членистые, широкие, 10—18(24) μ толщиной; почти то же самое, т. е. узкие и широкие гифы у одного и того же экземпляра, наблюдалось и у f. *cinnamomea*.

Здесь, в разделе о покрове шляпки у березовика, надо сказать еще о том, что настоящих сфероцист в нем и на гифах пряжек встречать не приходилось. Иногда у некоторых форм на сфероцисты очень походили только отчленившиеся вздутые конечные клетки покрова; приходилось также наблюдать и нечто, напоминающее пряжки, но об этом скажем далее. Здесь же отметим сначала, что микологи до сих пор, повидимому, не обращали внимания на имеющиеся в покрове шляпки не только ряда форм березовика, но и других видов рода *Krombholzia*, и других родов сем. *Boletaceae*, какие-то своеобразные гифы, похожие на секреторные, нередко более утолщенные, чем обычные, изогнутые, узловатые, со вздутиями, по консистенции как бы стекловидные, окрашенные в более или менее интенсивный ржаво-желтый цвет. При этом иногда хорошо заметно, что гифы оказываются такими только на определенном протяжении, далее же переходят в обычные, ровные, бесцветные.

Иногда на таких своеобразных гифах вздутия по форме сначала несколько напоминают пряжку, но потом они увеличиваются в размерах, округляются и даже отделяются от гифы в виде ржаво-желтой широко эллипсоидальной сфероцисты, у которой с одной стороны бывает заметна ложбинка, желобок, которым она прилегала к гифе. Повторяю, что никаких данных ни о морфологии указанных образований, ни о биологическом значении их встречать мне в литературе не приходилось. Обращаю внимание исследователей на это явление.

5. М я к о т ь. Мякоть у березовика не всегда одинакова в отношении крепости и окраски. Крепость ее вообще несколько меньше, чем у осиновика, а у такой формы, как f. *chionea*, растущей на болотах, она даже совсем слабая, что сказывается и на различном практическом значении этих форм. Болотная — со слабой мякотью, как правило, не выдерживает сколько-нибудь значительной транспортировки. Она мнется и портится, вследствие чего ее относят только к 3-й категории ценности и в заготовку не принимают, тогда как обычные формы, с более крепкой мякотью — к 2-й категории и охотно принимают в заготовку.

По окраске мякоть березовика белая или стекловидная (гигрофанная) и чаще такой и остается на изломе. Но иногда, в результате автоксидации, она более или менее интенсивно розовеет. Все эти признаки окраски в той или иной степени принимаются во внимание в систематике березовиков. Принимаем во внимание их здесь и мы и отмечаем даже в качестве характерных для некоторых форм. Но наряду с этим надо иметь в виду и непостоянство и изменчивость данного признака.

Стекловидность (гигрофанность) мякоти у f. *chionea*, как правило, постоянна, но иногда при несколько более сухих условиях она исчезает, и мякоть становится белой. При промежуточных же условиях приходилось видеть и мякоть, соответствующую этим условиям, когда она оказывалась полосатой, из чередующихся полос — белых и стекловидных. Что этот признак стекловидности мякоти не является особенно устойчивым, показывает, например, также то, что иногда в очень сырую погоду бо́льшую или меньшую стекловидность удавалось замечать не только у f. *chionea*, растущей на болотах, но также и у других форм, произрастающих в более сухих условиях, при которых они обычно имеют белую мякоть.

Признак порозовения мякоти на изломе в результате автоксидации тоже довольно относителен. Он обычно характерен для форм *oxydabilis* и *roseofracta*, но в Хибинах нами были встречены экземпляры, по всем признакам принадлежавшие к типичной f. *roseofracta*, однако мякоть не розовела (f. *melanea*), и наоборот, там же встречались плодовые тела, по внешнему виду не похожие на розовеющие формы, но мякоть у них розовела (наша форма — *media*).

Самое порозовение очень отличается степенью интенсивности. Иногда оно очень слабое, а иногда можно уже говорить не о порозовении, а скорее о покраснении мякоти.

Необходимо также отметить своеобразность окраски мякоти, какая иногда бывает у березовиков в нижней части ножки — то в виде целого желтоокрашенного участка, то в виде сравнительно небольшого синего пятна. Природа и происхождение этих окрасок до сих пор не ясны и появление их нам кажется совершенно случайным. Наоборот, Р. Зингер в 1938 г., на основании этого признака выделил особую разновидность — var. *chromapes* Sing., переименованную в 1942 г. (в отличие от обычной var. *typica*) в var. *coloratipes* Sing. При этом им было отмечено, что данная разновидность не имеет ясно выраженного ареала и экологической специализации.

Учитывая это, а также то, что данный признак встречается у различных форм, так же как, например, у осиновика, мы при установлении наших форм березовика его не приняли в расчет. Кроме того, и самый признак в том виде, как он указан для var. *coloratipes* Зингером, кажется вообще несколько странным: «мякоть в ножке желтая или с синими пятнами», как будто это одно и то же, что желтая, что с синими пятнами.

Рассмотрение аутентичного образца var. *coloratipes*, определенного Зингером и хранящегося в гербарии Ботанического института АН СССР, показало, что он, по всей вероятности, принадлежит к f. *chionea*, поскольку споры и внешний «жантильный» вид соответствуют именно этой форме.

Коснувшись окраски мякоти и ее изменений на изломе, необходимо остановиться также на цветных реакциях ее, вызванных определенными химическими веществами, или хотя бы только одним из них, $FeSO_4$, поскольку на основании этой реакции Зингером в основном был выделен особый вид — *Krombholzia oxydabilis* Sing. У этого вида, согласно диагнозу, мякоть под влиянием $FeSO_4$ синеет, в то время как у обычного березовика *K. scabra f. scabra* и у f. *roseofracta* (с розовеющей на изломе мякотью) она становится «грязно стальносерой и до синевато-серой».

Надо заметить, что мы в систематике грибов с химическими реакциями, как правило, не работаем, а в данном случае уже совершенно явно, что химической реакции придано преувеличенное значение. Во-первых, надо отметить, что сама реакция, как видно, не слишком различна у этих

двух видов, если у одного имеется посинение мякоти, а у другого она делается синевато-серой. Во-вторых, судя по диапазону и анализу аутентичных гербарных образцов, становится ясным, что новый вид, описанный Зингером, не является гомогенным. Тип вида, собранный на Алтае и хранящийся в гербарии Ботанического института АН СССР, имеет светлобуровато-желтоватую шляпку и действительно даже по внешнему виду может быть принят в качестве особой формы березовика, отличной от f. *roseofracta* из круга форм *Krombholzia scabra* в смысле Зингера. Но что касается указания в диагнозе *K. oxydabilis* еще на темнобурые варианты вида и произрастание его кроме березняков в лесах из *Populus*, то это, несомненно, сюда не относится. Указанные варианты, если не целиком, то по всей вероятности частично, принадлежат даже к другому виду — к осиновику, к особой его форме — *Krombholzia aurantiaca* f. *duriuscula* (Schulz.) Vassilk., о чем можно судить, например, по аутентичному же образцу, собранному Л. Н. Васильевой в осиннике, близ Казани, который был определен Зингером как *K. oxydabilis*, тогда как в действительности, по нашему мнению, это — *K. aurantiaca* f. *duriuscula*.

Здесь надо кстати отметить, что березовик, именно его f. *roseofracta*, нередко бывает очень сходен по виду с f. *duriuscula* осиновика. Правда, у последнего после порозовения мякоти обычно заметно еще появление грязно-лиловой окраски или оттенка, но это не всегда бывает хорошо заметно. В таких случаях приходится ориентироваться на микроскопический признак — наличие сфероцист в покрове шляпки, что характерно для осиновика, хотя тоже не всегда достаточно хорошо выражено, но у березовика не отмечается вовсе. Однако при этом, как говорилось уже, следует помнить, что именно у f. *oxydabilis* и f. *roseofracta* конечные клетки эпикутиса могут быть сильно расширенными и, оторвавшись, иногда очень походят по виду на сфероцисты. Из всего сказанного здесь можно заключить, насколько березовик и осиновик близки друг к другу, именно в данном участке *Krombholzia aurantiaca* f. *duriuscula* и *K. scabra* f. *roseofracta*, что иногда отдельные образцы бывают затруднительно отнести к тому или иному из них.

6. Споры. Форма спор у березовиков мало изменчива, но размеры колеблются довольно значительно. Особенно заметно изменяется ширина спор, которая обычно бывает довольно постоянной в пределах одной и той же формы. При этом интересно отметить, что у форм, растущих на болотах, в тундре и в альпийских местностях на горах, а также на древесине, споры почему-то значительно толще, чем у форм лесных, произрастающих при средних условиях увлажнения. Если же взять вид в целом, то можно подобрать постепенный ряд форм с более тостыми, средними и с более тонкими спорами.

Кроме указанной закономерности наблюдается еще и другая, по-видимому, более общая для агариковых грибов, а возможно и грибов вообще: у молодых экземпляров споры обычно несколько мельче, чем у вполне зрелых и старых, и, как правило, с более оттянутым кончиком.

7. Распространение. Березовик представляет собой голарктический вид, очень широко распространенный и часто встречающийся. При этом он наиболее распространен и обилен в северной половине голарктики, в лесной и отчасти тундровой зонах. Одно из самых северных местонахождений его, известных на территории СССР, на о. Колгуеве в Северном Ледовитом океане (Богдановская-Гиэнеф), а одно из самых южных — Батумский ботанический сад (Васильков). Как уже нами отмечалось ранее в статье об осиновике (Васильков, 1954), березовик на север идет несколько далее осиновика. Об этом можно судить и по сооб-

щению И. Д. Богдановской-Гиэнеф (1938), которая видела березовик на Колгуеве в большом количестве, а осиновик не встретила ни разу.

Что касается ареалов у отдельных форм березовика, то они большей частью остаются еще невыявленными, а у некоторых, возможно, и отсутствуют, сливаясь с общим ареалом вида. Здесь можно также отметить следующие интересные наблюдения.

1) В Батумском ботаническом саду, с его влажным климатом, был встречен березовик, относящийся к f. *chionea*. Данная форма распространена широко на севере, в лесной и тундровой зонах на болотах. Здесь же она выросла на среднеувлажненной почве, но, повидимому, бо́льшая влажность воздуха компенсирует бо́льшую влажность болотного субстрата.

2) На Дальнем Востоке — в Приморье, а также в Китае и Японии встречается, повидимому, или только f. *oxydabilis*, или f. *roseofracta*, или та и другая вместе, поскольку в сообщениях Л. Н. Васильевой (1950—1951), в работах Тенга (Teng, 1939) и Кавамуры (Kawamura, 1930) березовик — *Boletus* (*Krombholzia*) *scaber* — отмечается только с розовеющей мякотью.

3) В Западной и Средней Европе, наоборот, эти две формы, или по крайней мере последняя из них, f. *roseofracta*, очень редки или местами совсем не встречаются. Пилат (Pilat, 1952), например, специально отметил, что *Boletus scaber* var. *oxydabilis* Vassilk., т. е. современная наша форма — f. *roseofracta*, в Чехословакии не известна. Но с другой стороны, Рамэн (Ramain, 1944), повидимому, ее описал из Франции под названием *Boletus plumbeobadius*, а Туомикоски (Tuomikoski, 1950) уже несомненно ее описал под названием *Boletus* sp. nova из Финляндии. Зингер в 1938 г. идентифицировал, а в 1947 г. только предположительно считал, что гриб, собранный Губером (Huber, 1935) на границе Саара и Лотарингии и названный последним как *Boletus duriusculus* Kalchbr. et Schulz (non Boudier), относится к *Krombholzia oxydabilis* Sing. Мы, однако, считаем, что не видя образцов гриба, описанного Губером, нельзя сказать, к какому виду они принадлежат, поскольку в описании признаки плодового тела вполне совпадают с таковыми нашей f. *roseofracta*, а экологические признаки — произрастание с березой, осиной и тополем — скорее принадлежат осиновику серому — *Krombholzia aurantiaca* f. *duriuscula* (Schulz.) Vassilk. Таким образом, данное указание Губера, как неопределенное и путающее, надо пока оставить и с ним не считаться.

Наибольшее количество различных форм березовика на небольшой сравнительно территории нам приходилось наблюдать в горных лесах и в тундре Хибин. Этот район представляется как бы центром формообразования данного вида. По всей вероятности, это объясняется тем, что здесь имеется стык леса и тундры и поэтому имеются различные условия произрастания, в которых образуются и произрастают различные формы гриба.

8. Микориза. Березовик произрастает в микоризной связи с березой и, повидимому, безусловно «верен» этой древесной породе, поскольку распространен только там, где произрастает и она. Правда, березы бывают различных видов, притом от очень высоких деревьев в средней полосе и до стелющихся кустарников, не поднимающихся иногда выше травяного покрова, в тундре, но березовик в данном отношении, повидимому, не особенно разборчив. Он растет и образует микоризу со всеми ими и, следовательно, приурочен к ботаническому роду березы (*Betula*) в целом. В этом отношении он значительно отличается от близкого к нему осиновика, который произрастает с разтичными древесными породами, относящимися не только не к одному роду, но даже к различным классам—хвойным и лиственным.

Правда, иногда замечается, что некоторые отдельные формы березовика как будто приурочены к особым видам березы, например: f. *chionea* — к *Betula pubescens* и *B. nana*, но не к *B. verrucosa*, и наоборот, f. *scabra* обычно встречается с *B. verrucosa*, а не теми двумя. Однако это положение еще очень мало исследовано, чтобы можно было бы сказать что-либо определенное.

В литературе имеются указания (например, Peyronel, 1922) на произрастание березовика и с другими древесными породами, но эти указания, как правило, очень сомнительны и в основном, повидимому, относятся не к березовику, а к осиновику — *Krombholzia aurantiaca*, именно к его форме *duriuscula*.

По поводу сообщения Зингера о произрастании *K. oxydabilis*, который мы считаем формой березовика, с березой и осиной сказано было уже выше. Таким образом, в данном отношении у нас остается неясным только один случай, который мы наблюдали сами, а именно, когда нами однажды была собрана в Марийской АССР форма березовика, названная как f. *squamulosa*, в ольшанике. При этом березы близко не было. Но утверждать на основании одной находки, что он может расти с ольхой без березы, пока не представляется возможным, тем более, что в наших ольшаниках примесь березы бывает очень обычной и, возможно, где-нибудь поблизости от гриба была или молодая березка или, наоборот, старые корни ее, которые еще давали возможность жить грибу.

Все сказанное относится к произрастанию березовика в природе. Что касается произрастания его и образования микоризы в культуре, сразу же можно отметить, что в обстановке опыта березовик ведет себя совсем иначе, чем в природе.

В известных опытах Мелина (Melin, 1923) он образовывал микоризу как с березой, так и с осиной, а в опытах Юнга (Joung, 1940) по сообщению Слипа и Снелла (Slipp a. Snell in Lloydia, 7, 1, 1944, p. 62) в Австралии будто бы даже с соснами *Pinus caribaea* и *P. taeda*.

Надо отметить, что аналогичное несходство в поведении гриба в природе и в условиях лабораторного опыта отмечалось нами в работе, посвященной осиновику (Васильков, 1954), тем не менее утвердительно сказать, в чем тут дело, точнее, какая непосредственная причина обусловливает это несходство в поведении, мы пока еще не можем.

Наконец, совершенно необъяснимыми в отношении образования микоризы является произрастание березовика на древесине. Нам достоверно известен пока только один случай такого произрастания его (см. описание f. *lignicola*), но они отмечались и с другими видами из сем. *Boletaceae*, например, с *Boletinus asiaticus*, *Tylopilus felleus* и некоторыми другими, и также остаются необъясненными.

О ВНУТРИВИДОВЫХ ПОДРАЗДЕЛЕНИЯХ БЕРЕЗОВИКА

Имея такой огромный ареал и такую разницу в условиях местообитания, совершенно очевидно, что березовик не может быть монотипным видом. И действительно, он имеет целый ряд внутривидовых подразделений.

Относительно попыток разделить этот вид на более мелкие систематические единицы или отделить от него особые самостоятельные виды сказано было выше, здесь же мы отметим лишь те, которые произвели Пек (Peck, 1889) и Зингер (Singer, 1942).

Пек разделил березовик — *Boletus scaber* — на 10 разновидностей (varietas), притом обычно на основании одного только какого-нибудь при-

знака: окраски шляпки, трещиноватости шляпки или изменения мякоти на изломе. Вследствие этого их, как правило, трудно, и порой даже невозможно, идентифицировать с нашими формами.

Что можно, например, сказать о такой разновидности, как var. *areolatus* Peck, у которой известно лишь, что шляпка трещиновато-ареолированная? В некоторых случаях этот признак может быть почти у каждой формы. Или о var. *olivaceus* Peck, у которой весь диагноз состоит из двух слов: «Pileus olivaceus». Кроме того, совершенно очевидно, что несколько разновидностей из этих десяти, описанных Пеком, особенно первые, явно принадлежат осиновику, а не березовику.

Зингер подразделил *Krombholzia scabra* на 4 разновидности — var. *typica*, *coloratipes*, *subniveus*, *roseofracta*, два подвида — ssp. *rotundifoliae* и *nivea* и одну форму от последнего подвида — f. *major*. Кроме того, им выделен как самостоятельный вид еще *Krombholzia oxydabilis*. В одной из позднейших своих работ, в 1947 г., им была произведена замена родового названия *Krombholzia* на *Leccinum*, но систематика оставлена та же.

Несколько ранее этого, в 1938 г., Зингер указанные выше подвиды считал видами, но после того как убедился в существовании переходных форм между ними, переквалифицировал их в подвиды.

Исходя из наших положений, изложенных в работе по осиновику (Васильков, 1954), здесь мы тоже не принимаем таких подразделений, как «подвид» и «разновидность» и квалифицируем их все только лишь как формы, появление которых связано с условиями произрастания.

Как видно из описания вида, всего внутри него нами выделено 12 форм. Можно сказать вполне уверенно, что эти формы не все одинаковы в отношении способности к наследственной передаче своих характерных признаков потомству. Одни из них могут быть совершенно нестойкими флюктуациями, у которых отличительные признаки не передаются по наследству вовсе, исчезая с изменением условий существования в первом же поколении, другие — несколько более постоянны, их признаки могут исчезать не сразу, а лишь через одно или несколько поколений, сохраняясь в течение некоторого времени как последствие предыдущих условий существования.

Что эти формы не являются самостоятельными видами, говорит то, что они, как правило, не имеют между собой гиатусов, связаны друг с другом переходными формами, обладающими промежуточными признаками, обычно не имеют самостоятельных географических ареалов и, наоборот, произрастают при определенных экологических условиях, являясь своеобразными отображениями этих последних. В результате мы и квалифицируем их только как экологические формы.

С первого взгляда на все 12 форм березовика может показаться, что их можно было бы объединить в 3 уже существующие разновидности или вида: *scabra*, *chionea* и *oxydabilis*. Но для такого соподчинения нет никаких веских доказательств. Все формы существуют самостоятельно в пределах одного вида и все равны по своему систематическому рангу, поскольку, конечно, мы можем судить об этом при современном уровне науки.

Совершенно очевидно, что наши формы в ряде случаев не совпадают полностью по объему с теми подразделениями березовика, которые были приняты Зингером. И в этом, собственно, нет ничего удивительного, поскольку в основу выделения в том и другом случаях были положены совершенно различные принципы. Взять, например, те же наши f. *oxydabilis* и f. *roseofracta*, о которых сказано было выше. Они соответственно основываются на *Krombholzia oxydabilis* и *K. scabra* var. *roseofracta* Зингера разделившего их главным образом по признаку реакции мякоти с $FeSO_4$,

что, наоборот, не учитывалось нами при установлении данных (а также и всех других) форм. В результате вполне возможно, что иногда наши определения форм не совпадут с зингеровскими единицами. Но тем не менее мы решили не давать им новых названий, чтобы не увеличивать и без того уже огромной синонимики, а кроме того, возможно, и не имели права давать им новые названия, поскольку наши формы основаны на тех же типах, что и таксоны Зингера, и ясно, что бóльшая часть объемов их будет соответственно совпадать.

В противоположность предыдущему случаю мы не сочли возможным воспользоваться названием var. *mutabilis* Peck, данным Пеком разновидности березовика, у которой «мякоть на изломе буреет или розовеет». Дело в том, что на основании этого признака к такой разновидности могут быть отнесены как две вышеуказанные формы березовика, так и одна осиновика, упоминавшаяся уже не раз, — *Krombholzia aurantiaca* f. *duriuscula*. Вследствие этого, во избежание недоразумений, эпитет *mutabilis*, в данном случае как двусмысленный, нами не был введен в названия форм ни у березовика, ни у осиновика.

Изобразив таким образом внутривидовые отношения у березовика, мы нисколько не считаем, что они уже полностью поняты нами. В предложенной классификации явно еще чувствуются недоработанные места. Кроме некоторых недостаточно доказанных положений, в ряде случаев остается невыясненной еще специфика определяющих условий произрастания отдельных форм и, конечно, не полностью выявлено разнообразие самих форм. Об этом можно судить хотя бы потому, что еще очень много огромных местообитаний березовика в СССР вовсе не исследовано, и притом местообитаний весьма своеобразных, в условиях которых вполне могут существовать особые, своеобразные формы. Несомненно, что особые формы найдутся и за пределами нашей страны. Так, Снелл (Snell, 1934, p. 352), описывая *Boletus niveus* из Северной Америки, отметил у него очень плотную мякоть, изменяющуюся на изломе до более или менее черноватой. Ясно, что это описание нисколько не подходит к нашей f. *chionea*, у которой синонимом является то же самое название *Boletus niveus*. Несомненно, это какая-то особая форма, не известная у нас.

Несмотря на отмеченную некоторую недоработанность нашей системы внутривидовых подразделений березовика мы все же решили опубковать ее. Пусть она будет далека от совершенства, но тем не менее способна хотя бы отчасти ликвидировать тот crux et scandalum agaricologicorum, когда самый обычный вид съедобных грибов — березовик — оказывается менее всего изученным систематиками, в то время как огромное разнообразие березовика бросается в глаза даже самому неискушенному в науке любителю собирать грибы.

Несомненно, что в дальнейшем в эту систему будут внесены соответствующие коррективы, но в настоящее время мы удовлетворены уже тем, что в ней довольно полно отображено то разнообразие березовика, которое известно нам в СССР.

ЛИТЕРАТУРА

(Сверх указанной в синонимике в начале статьи)

Богдановская-Гиэнеф И. Д. Оленьи пастбища и природные условия оленеводства о. Колгуева. Тр. Инст. полярн. землед., сер. Оленеводство, 2, 1938, гл. «Грибы», 39—41.

Васильева Л. Н. О шляпочных грибах Приморья и их значении в природе и хозяйстве края. Дальневост. фил. АН СССР, Комаровские чтения, II, 1950, 21—38.

Васильева Л. Н. Съедобные грибы Приморского края. Сообщ. Дальневост. фил. АН СССР, 1, 1950, 15—20.
Васильева Л. Н. Съедобные грибы Приморского края. Владивосток, 1951, 1—61.
Васильков Б. П. Опыт изучения вида у шляпочных грибов на примере осиновика — Krombholzia aurantiaca (Roques) Gilb. Бот. журн., 5, 1954, 681—693.
Bulliard P. Histoire des champignons de la France. I. 1791. «Boletus scaber», 319, tab. 132 et 489, fig. 1.
Cocer W. Ch. a. A. H. Beers. The Boletaceae of North Carolina. Baltimor, 1943, 1—96.
Fries E. M. Observationes mycologicae praecipue ad illustrandam floram Suecicam, I, 1815, 1—230; II, 1818, 1—372.
Huber. Die Birkenpilze. Zeitschr. f. Pilzkunde, 14, 1935, 72—76.
Imler L. Remarques sur le genre Krombholzia. Bull. Soc. Myc. de France, L, 3—4, 1934, 301—303.
Karsten P. Rysslands, Finlands och den Scandinaviska lalföns Hattsvampar. II. Bidr. Finl. nat. och. folk, 37, 1882, 1—257.
Melin E. Experimentelle Untersuchungen über die Birken- und Espenmycorrhizen und ihre Pilzsymbionten. Svensk. Bot. Tidskrift, XVII, 1923, 479—520.
Peyronel B. Nuovi casi di rapporti micorizici tra Basidiomiceti e Fanerogame arboree. Bull. cl. Soc. Botan. Ital., 1, 1922, 1—10 (отд. оттиск).
Pilat A. Naše houby. Brazda, 1952, I—335.
Slipp A. W. a. W. H. Snell. Taxonomis-ecologic Studies of the Boletaceae in Northern Idaho and adjacent Washington. Lloydia, 7, 1, 1944, 1—66.
Snell W. H. Notes on Boletes. III. Mycologia, 4, 1934, 348—359.
Teng S. C. A contribution to our knowledge of the higher fungi of China. Academia Sinica, 1939.

ТРУДЫ БОТАНИЧЕСКОГО ИНСТИТУТА ИМ. В. Л. КОМАРОВА АКАДЕМИИ НАУК СССР

СЕРИЯ II, ВЫП. 10, 1956

Б. Л. ГУТЦАЙТ, Е. Н. МОИСЕЕВА, Л. И. ПОЛЧАНИНОВ, К. А. РАССАДИНА, В. П. САВИЧ и К. Ф. УСПЕНСКИЙ

О ПАРФЮМЕРНЫХ ЛИШАЙНИКАХ

(К творческому содружеству между Отделом споровых растений Ботанического института АН СССР и парфюмерной фабрикой «Северное сияние»)

Точной даты начала применения в парфюмерии веществ, получаемых из лишайников, привести невозможно. Наиболее интенсивное применение лишайников в парфюмерии началось в конце XV, начале XVI в. В 1597 г. Жерард (Gerard) в своей общей истории изучения растений упоминает «мох», употребляемый в составах для духов. Позже Аморе (Amoreux, 1787) уже называет этот «мох» Lichen prunastri, который известен под названием «мох дубов», и приводит его в качестве парфюмерного растения.

В дореволюционной России все необходимое для парфюмерной промышленности лишайниковое сырье получалось из-за границы, в основном из Франции. Парфюмерная промышленность была в руках фирм иностранного происхождения — Брокара, Ралле и др., причем, по свидетельству М. Н. Караваева (1950, стр. 357), были попытки фирмы Брокар собирать лишайники в лесах Европейской части России, но все же налаженного промышленного сбора лишайников для целей парфюмерии в то время не было.

После Великой Октябрьской социалистической революции, примерно с 1925 г., начала создаваться наша отечественная парфюмерия. Встал вопрос о полном освобождении от иностранной зависимости и, следовательно, о создании своей отечественной сырьевой базы. Так, в 1926—1927 гг. на базе одного из заводов в Крыму, под руководством Б. Н. Рутовского, были проведены работы по изучению отечественного лишайникового сырья и сравнению его с сырьем, получавшимся тогда из Франции (Караваев, 1950, стр. 357). Далее экспедициями Ботанического института АН СССР, Всесоюзного Института растениеводства и Главпарфюмера (1928—1937 гг.), под руководством проф. В. П. Савича, было проведено предварительное изучение и выявление наиболее ценных и перспективных в промышленном отношении видов и форм дикорастущих лишайников, из которых можно извлечь необходимые для парфюмерии вещества.

Эти работы и особенно работы экспедиции Главпарфюмера подробно описаны М. Н. Караваевым (1950, стр. 357—372).

В результате всех этих работ для нашей парфюмерной промышленности больше всего подошел лишайник *Evernia prunastri* (L.) Ach., так

как резиноид из него получил наивысшую оценку от парфюмеров. Этот лишайник при его практическом применении получил название «дубовый мох» (mousse de chêne), он обладает ароматическими свойствами и, судя по литературным данным, свойствами фиксатора запаха.

В настоящее время на Северном Кавказе, в совхозе-заводе «Элит», изготовляется из лишайника *Evernia prunastri* экстракт, так называемый резиноид «дубового мха», который не только поступает на наши парфюмерные фабрики, но и экспортируется за границу. С содержанием этого резиноида производится много ценной парфюмерии. 10% всего ассортимента парфюмерной продукции, выпускаемой фабрикой «Северное сияние», содержит в своем составе резиноид «дубового мха». К духам, содержащим этот резиноид, относятся: Шипр, Подорожник, Кристалл, Кремль, Кармен, Маска, Бахчисарайский фонтан, Подарочный, Свежее сено, Пиковая дама и другие. Кроме того, он употребляется при изготовлении пудр и душистых сортов мыла.

Содружество между Отделом споровых растений Ботанического института и парфюмерной фабрикой «Северное сияние» оформилось в 1953 г., после поездки сотрудников Отдела споровых растений в совхоз-завод «Элит», где при знакомстве с технологией производства резиноида ими было обращено внимание на тот факт, что вырабатываемый резиноид содержит довольно много, около 10%, нерастворимого в спирте «осадка», причем эта цифра колеблется или в сторону увеличения, или в сторону уменьшения, в зависимости от температурного режима и других условий изготовления резиноида. Было выяснено, что при изготовлении духов такой осадок не желателен, так как он является бесполезным балластом, осаждающимся в производственных баках, чем усложняет работу фильтровальных установок и затрудняет весь процесс; кроме того, он увеличивает потери продукции.

Мы поставили себе следующие задачи:

1) выяснить природу нерастворимого в спирте «осадка» и его влияние на свойства и качество резиноида; 2) изыскать методы получения резиноида лучшего качества, с меньшим количеством нерастворимого в спирте «осадка» или совсем без него, сохраняя при этом полную идентичность запаха с запахом получаемого до сих пор заводского резиноида.

Под названием резиноида «дубового мха» обычно понимают ароматические смолы, полученные из лишайника, или более точно — резиноид является концентрированным спиртовым экстрактом из лишайника. Название резиноид «дубового мха» неправильно, но оно очень широко привилось и означает резиноид, получаемый из лишайников, в основном, из *Evernia prunastri* (L.) Ach., собранного преимущественно на дубе. За границей в это понятие входят и другие виды лишайников, а именно: *Evernia furfuracea* (L.) Mann., *Lobaria pulmonaria* (L.) Hoffm. и представители рода *Ramalina*.

В своих опытах по получению резиноида высшего качества мы старались не очень сильно отклоняться от заводской технологии, а лишь добавить некоторые операции с тем, чтобы при внедрении методики, которая будет выработана, не вносить больших изменений в заводской процесс и оборудование.

Изучению химического состава лишайников хотя и посвящено довольно много работ (Вульф и Михельсон, 1934; Дьячков и Курсанов, 1945; Курсанов и Дьячков, 1945; Zopf, 1907; Hesse, 1898—1916; Asahina, 1932—1940, и др.), но этот состав еще недостаточно изучен.

Одним из наиболее характерных, свойственных лишайникам признаков является высокое (до 80%) содержание углеводов, а именно: лихенина или так называемого лишайникового крахмала, изолихенина, эвернина и других, еще мало изученных; имеются доли процента простых сахаров. Кроме того, лишайники содержат 0.5—3% белков, 1—2% жиров, 1—1.5% восков, до 3% смол, до 6% пигментов (в основном хлорофилла) и неорганические соли. Наконец, они содержат вещества, не встречающиеся у других представителей растительного царства, это так называемые лишайниковые кислоты, содержание которых иногда доходит до 20%, но чаще всего от 3.5 до 5%. Этих кислот в лишайниках обнаружено свыше 150, они почти совсем нерастворимы в воде, большинство из них очень плохо растворяется в спирте или вовсе не растворяется; они бывают бесцветными или окрашенными в разные цвета.

Завод «Элит» применяет в качестве сырья обычно один лишайник — *Evernia prunastri* (L.) Ach., иногда с небольшой примесью (до 2%) других лишайников — *Ramalina farinacea* (L.) Ach., *Usnea* sp. и *Parmelia* (преимущественно *P. sulcata* Tayl., называемую работниками завода «чернотой»). *Evernia prunastri* содержит три лишайниковые кислоты: усниновую, эверниевую [1] и атранорин.

В настоящее время химическая природа ароматического начала лишайника еще недостаточно изучена. Исследования в Отделе споровых растений заводского резиноида показали, что в его состав в основном входят смолы, пигменты (главным образом хлорофилл), углеводы (лихенин), лишайниковые кислоты (усниновая, атранорин, эверниевая и эверниновая, а также их эфиры), воска и другие вещества, которые нами не дифференцировались.

Наличие в резиноиде эверниновой кислоты можно объяснить неполным гидролизом эверниевой кислоты в процессе изготовления резиноида, что вполне закономерно, если принять во внимание, что pH резиноида равен 3.5—4, а экстракция лишайника проходит при температуре 70° Ц, что и вызывает неполный гидролиз.

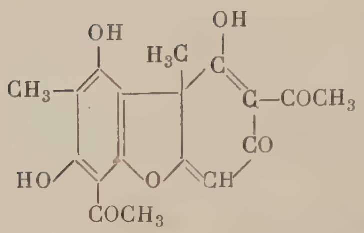
Все перечисленные составные части резиноида обладают разной растворимостью в 96° этиловом спирте. В то время как пигменты, смолы и эверниновая кислота довольно хорошо переходят в спирт, растворимость эверниевой кислоты и эфиров эверниновой и эверниевой кислот несколько меньшая, усниновая же кислота, атранорин, углеводы и воска почти не растворимы в спирте, особенно в холодном (суммарно они переходят в спирт в небольшом проценте).

Так как при изготовлении духов и одеколонов резиноид разводят холодным этиловым спиртом, то естественно, что атранорин, воска, бо́льшая часть усниновой кислоты и углеводов, а также частично эверниевая кислота и эфиры эверниевой и эверниновой кислот в спиртовой раствор не перейдут, а выпадут в осадок, который и представляет собой «нерастворимый осадок», столь нежелательный парфюмерам.

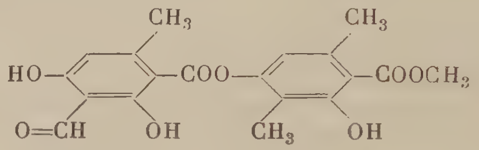
Усниновая кислота не есть настоящая кислота, она не имеет карбоксильной группы, а является энолом кислого характера. Она представляет собой кристаллическое вещество желтого цвета с температурой плавления 200—204°. Она нерастворима в воде, очень мало в спирте и серном эфире, хорошо растворима в горячем хлороформе и бензоле. В настоящее время ей приписывают следующую структурную формулу:

---

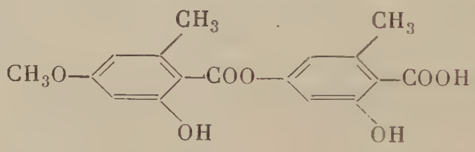
[1] У М. М. Шемякина и А. С. Хохлова (1953, стр. 93) эверниевая кислота называется эверновой кислотой. Так как ее название происходит от лишайника Эверния, то по-русски, нам кажется, правильней именовать ее эверниевой. Это название соответствует приведенному у Цопфа (Zopf, 1907, стр. 164) — Evernsäure.



Атранорин — это одна из самых распространенных лишайниковых кислот, представляет собой кристаллическое вещество беднокремового цвета, а хорошо очищенный — белого цвета, с температурой плавления 190—197°. Он не растворяется ни в воде, ни в холодном спирте; в горячем спирте и в холодном серном эфире растворяется весьма незначительно (практически не растворяется), растворяется довольно хорошо в кипящем хлороформе и ксилоле. Атранорин тоже не является типичной кислотой, его структурная формула следующая:



Эверниевая кислота представляет собой кристаллическое вещество белого цвета с температурой плавления 168—170°. Она почти нерастворима в холодной и горячей воде, в холодном этиловом спирте растворяется в количестве около 1%, в горячем — во много раз больше, в серном эфире имеет растворимость среднюю. Ее структурная формула:



Следующая часть «нерастворимого осадка» — воска и углеводы. Воска состоят главным образом из эфиров высших одноосновных карбоновых кислот с высшими одноатомными спиртами, кроме того, воска почти всегда содержат свободные кислоты, спирты и углеводороды.

Из углеводов нами был выделен лихенин, в спирте практически не растворяющийся, но хорошо растворимый в горячей воде с образованием коллоидного раствора.

Наша работа, совместная с парфюмерной фабрикой «Северное сияние» (Б. Л. Гутцайт, Л. И. Полчанинов, К. Ф. Успенский), показала, что«нерастворимый осадок» является балластом в производстве резиноида, употребляемого для парфюмерных композиций, так как этот осадок не полностью растворяется в спирте. Для того чтобы удалить, насколько возможно, этот «нерастворимый осадок», мы провели в Отделе споровых растений необходимые исследования и изготовили 9 образцов резиноидов из *Evernia prunastri*, собранной в Краснодарском крае со стволов дубов. Изготовленные резиноиды испытывались парфюмерной фабрикой «Северное сияние» на запах и другие качества. Режимы изготовления и очистки резиноидов для всех девяти образцов были разные (табл. 1). Экстракция во всех случаях производилась 96° этиловым спиртом или путем холодного извлечения (настаивания), или экстракцией при 70°.

Таблица 1

Результаты испытания фабрикой «Северное сияние» резиноидов, изготовленных Отделом споровых растений и заводом «Элит» из *Evernia prunastri*

№ образцов	Испытуемый продукт	Экстракция этиловым спиртом	Метод очистки	Наличие составных частей резиноида в образцах			Дегустационная оценка фабрикой по 5-бальной системе	Процент сухого остатка
				балласт («нерастворимый осадок»)	смолы и пигменты	эверниевая кислота		
Ia	Резиноид, изготовленный в БИН АН СССР.	Холодная.	Не очищался.	Немного.	Есть.	Есть.	3	—
IIa	То же.	Холодная.	Горячей водой.	Лихенин.	Есть.	Немного.	2	3.8
I	То же.	Горячая.	Серным эфиром.	Нет.	Есть.	Есть.	4.5	4.7
II	То же.	Горячая.	Серным эфиром, затем петролейным эфиром с добавлением обратно в резиноид выделенного балласта.	Есть.	Есть.	Нет.	3.1	—
III	То же.	Горячая.	Серным эфиром, затем петролейным эфиром.	Нет.	Есть.	Нет.	3.6	—
IV	То же.	Горячая.	Серным эфиром дважды.	Нет.	Есть.	Половинное количество.	4.8	3.6
V	То же.	Горячая.	Горячим этиловым спиртом.	Есть.	Есть.	Есть.	2	8.7
VI	То же.	Горячая.	Серным эфиром, затем ацетоном.	Нет.	Есть.	$^2/_3$ от всего количества.	4.6	5.7
VIII	То же.	Холодная.	Серным эфиром.	Нет.	Есть.	Есть.	4.4	4.7
IIIa	Кристаллическая эверниевая кислота, выделенная из резиноида.	Холодная.	—	Нет.	Нет.	Есть.	2	2.6 6
XV	Обычный резиноид, изготовляемый заводом «Элит».	Горячая.	Не очищался.	Есть.	Есть.	Есть.	4.8	7.2

Примечание. 1. В графе оценки по 5-бальной системе цифры означают: 2 — неудовлетворительно, 3 — удовлетворительно, 4 — хорошо, 5 — отлично; дробями показано приближение к высшей оценке. 2. При горячей экстракци веществ из лишайника в резиноиде всегда имеется некоторое количество эверниновой кислоты и эфиров эверниевой и эверниновой кислот. Наличие их в таблице не отражено.

В основном соблюдалась технология изготовления резиноида на заводе «Элит». Для очистки резиноида и удаления из него «нерастворимого осадка» были применены различные органические растворители в самых разнообразных вариантах. Полученные таким образом резиноиды были переданы фабрике «Северное сияние», на которой эти образцы и были испытаны.

Фабрикой были изготовлены, по утвержденной рецептуре для духов «Шипр», композиции, в которых обычный резиноид, получаемый от завода «Элит», заменялся резиноидами, изготовленными различными способами Отделом споровых растений. Фабрикой «Северное сияние» были сделаны образцы 7.5%-х духов «Шипр» и подвергнуты дегустации на Дегустационном совете фабрики (табл. 1).

Как видно из табл. 1, наилучшую оценку получили образцы тех духов, в композицию которых были включены: а) резиноид завода «Элит» (образец XV, оценка 4.8), б) резиноид БИН IV (оценка 4.8), в) резиноид БИН VI (оценка 4.6), г) резиноиды БИН I и VIII (оценка 4.5 и 4.4).

Резиноид завода «Элит» содержал балласт («нерастворимый осадок»), резиноид БИН IV лишен балласта (восков, кислот, лихенина и др.), а содержание эверниевой кислоты снижено наполовину, резиноид БИН VI также без балласта, но содержание эверниевой кислоты снижено на треть, резиноиды I и VIII без балласта, но без снижения содержания эверниевой кислоты, причем основная разница между образцами I и VIII заключалась только в способе экстракции, горячей (I) и холодной (VIII).

Одновременно с дегустационной (органолептической) оценкой качества запаха испытуемых резиноидов фабрикой «Северное сияние» определялись сравнительные количества сухого остатка, получавшегося при различных вариантах изготовления резиноида. В табл. 1 приведены цифры таких сухих остатков, причем при сопоставлении цифр сухого остатка с цифрами оценки качества запаха можно видеть, что наилучший результат в целом по обоим показателям, запаху и снижению сухого остатка, дали образцы IV, I и VIII.

Таким образом, удаление балласта является эффективным, оно понижает количество «нерастворимого осадка» почти вдвое (остается в осадке лишь одна эверниевая кислота) против количества «нерастворимого осадка» в вырабатывавшемся до сих пор обычном резиноиде завода «Элит», причем качество запаха сохраняется полностью.[1]

Решения сентябрьского пленума ЦК КПСС о развитии легкой промышленности и о повышении качества выпускаемых товаров широкого потребления заставило коллективы Отдела споровых растений Ботанического института АН СССР, фабрики «Северное сияние» и совхоза-завода «Элит» уделить еще больше внимания разрешению вопросов, затронутых в их договоре о содружестве и в частности, исследованию и привлечению к использованию в парфюмерии других видов лишайников, перспективных по теоретическим соображениям для парфюмерии. Мы уже упоминали некоторые виды, употребляемые для целей парфюмерии за границей, но пока не употребляемые нами. Ряд указаний о перспективных видах можно найти в работах Цербело (Cerbelaud, 1928a, 1928в), Караваева (1950), Вульфа и Михельсон (1934) и многих других авторов.

Отделом споровых растений были изготовлены резиноиды из лишайников, не содержащих эверниевой кислоты, а именно из *Evernia thamnodes* (Flot.) Arn., *Ev. furfuracea* (L.) Mann. и *Cetraria islandica* (L.) Ach. Выбо-

---

[1] Ко времени печатания этой статьи нами уже достигнуто почти полное удаление «нерастворимого осадка», о чем будет сообщено в дальнейшем.

ром видов, не содержащих эверниевой кислоты, мы намеревались проверить, необходима ли она для резиноида. Оценка парфюмерных качеств этих видов была произведена также фабрикой «Северное сияние» тем же способом изготовления 7.5%-х духов «Шипр» с заменой в их композиции резиноида, получаемого от завода «Элит» из *Evernia prunastri*, резиноидами, изготовленными Отделом споровых растений из указанных видов. Результаты оценки в отношении двух видов приведены в табл. 2. Резиноид из *Cetraria islandica* получил неудовлетворительную оценку, и данные о нем в таблицу мы не включили.

Таблица 2

Результаты испытания фабрикой «Северное сияние» резиноидов, изготовленных Отделом споровых растений из других видов лишайников

№ образца	Лишайники, из которых изготовлен резиноид	Экстракция этиловым спиртом	Метод очистки	Наличие составных частей резиноидов в образцах			Количество запаха по дегустационной оценке завода «Элит»
				балласт («нерастворимый осадок»)	смолы и пигмент	лишайниковые кислоты	
IX	*Evernia furfuracea.*	Горячая.	Холодным этиловым спиртом.	Нет.	Есть.	Есть.	Хорошее.
X	*Evernia thamnodes.*	Горячая.	Холодным этиловым спиртом.	Нет.	Есть.	Следы.	Хорошее.

Из табл. 2 видно, что резиноиды, полученные Отделом споровых растений из лишайников *Evernia furfuracea* и *E. thamnodes*, по качеству запаха представляют интересный и перспективный материал для парфюмерных комбинаций.

Нами сделаны еще только первые шаги в работе по улучшению резиноидов. Мы выяснили природу «нерастворимого осадка» и тот факт, что он является балластом в парфюмерном производстве. Попробовали разные способы очистки резиноида, изготовив его из *Evernia prunastri*, причем образец IV по качеству запаха оказался не хуже обычного заводского образца завода «Элит», но освобожденным в значительной степени от балласта; наконец, полученные новые резиноиды из вновь исследованных лишайников оказались перспективными для парфюмерии.

Улучшение качества парфюмерных изделий является основной задачей для парфюмерной промышленности. Для всестороннего решения этой задачи улучшение качества резиноида из лишайников также является весьма существенным. Поэтому необходимы дальнейшие работы по углубленному изучению химического состава резиноида и полной его очистки от балластных веществ, причем должен быть решен вопрос о том, необходимо ли для качества запаха присутствие в какой-либо доле эверниевой кислоты или нет.

В ближайшем будущем нами намечена разработка методики получения высококачественных резиноидов, причем эта работа будет вестись Отделом споровых растений Ботанического института АН СССР в содру-

жестве с парфюмерной фабрикой «Северное сияние» и совхозом-заводом «Элит».

Попутно Отделом споровых растений будут затронуты некоторые вопросы биологии лишайников научного характера.

ЛИТЕРАТУРА

Вульф Е. В. и Л. А. Михельсон. Лишайники в сборн. «Эфирно-масличные растения, их культура и эфирные масла», под ред. Е. В. Вульфа и В. И. Нилова, II, спец. часть, изд. ВИР, Л., 1934, 5—9.

Дьячков Н. и А. Курсанов. Углеводный состав лишайников Кольского полуострова в связи с вопросом получения глюкозы на севере. Докл. АН СССР, нов. сер., 46, 2, 1945, 71—73.

Караваев М. Н. Парфюмерные лишайники и перспектива использования их в СССР. Тр. Бот. инст. им. Комарова АН СССР, сер. II, Споров. раст., 6, 1950, 354—374.

Курсанов А. Л. и Н. Н. Дьячков. Лишайники и их практическое использование. Изд. АН СССР, М.—Л., 1945, 1—56.

Рутовский Б. Н. Эфирные масла, т. I. Способы получения эфирных масел и их анализ. Сельхозгиз. М.—Л., 1931, 214.

Шемякин М. М. и А. С. Хохлов. Химия антибиотических веществ. Изд. 2-е, Гос. научно-техн. изд. хим. лит., М.—Л., 1953, 91—106.

Amoreux. D. M. Recherches et expériences sur les divers Lichens. Lyon, 1787.

Asachina Y. The journ. of japan botany (статьи Азахина с 1936 по 1941 г.).

Asachina Y., Ber. d. Deutsch. chem. Gesellsch. (статьи Азахина с 1932 по 1939 г.).

Cerbelaud R. Lichens colorantes et Lichens aromatiques. La Parfumerie modern, № 4, 1928a.

Cerbelaud R. Lichens aromatiques Evernia et Sticta. La Parfumerie modern, № 5, 1928b.

Gerard John. The herball or general historie of plants, etc. London, 1597.

Hesse O., Journ. prakt. Chemie (статьи Гессе с 1898 по 1916 г.).

Zopf W. Die Flechtenstoffe in chemischer, botanischer, pharmakologischer und technischer Beziehung. Jena, 1907.

ТРУДЫ БОТАНИЧЕСКОГО ИНСТИТУТА ИМ. В. Л. КОМАРОВА
АКАДЕМИИ НАУК СССР

СЕРИЯ II, ВЫП. 10, 1956

А. Л. АБРАМОВА

МОНОГРАФИЧЕСКИЙ ОБЗОР СЕМЕЙСТВА MEESIACEAE В СССР

ПРЕДИСЛОВИЕ

Предметом данной работы является выяснение родственных связей в семействе *Meesiaceae*, морфолого-анатомический анализ признаков отдельных родов и видов, анализ ареалов видов этой группы и выяснение их экологии.

Материалом для работы послужило изучение личных сборов, произведенных на Кавказе совместно с И. И. Абрамовым в 1937—1938 гг. и в 1947 г., изучение основного гербария и коллекций Отдела споровых растений Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР, коллекций, имеющихся на Кафедре ботаники в Ленинградском Государственном ордена Ленина университете им. А. А. Жданова, и сборов различных лиц, любезно предоставленных в распоряжение автора. Всего по этому семейству было изучено более 1000 образцов. Обильный гербарный материал был собран по монотипному роду *Paludella* и по некоторым видам рода *Meesia*, а именно: *Meesia triquetra* и *M. uliginosa*. Значительно меньше материала имелось по *Meesia longiseta* и только единичные образцы — по роду *Amblyodon*, *Meesia hexasticha* и другим видам рода *Meesia*, не заходящим в пределы Советского Союза. Последние необходимо было включить в обзор для выяснения некоторых закономерностей в распространении рода *Meesia* и для выяснения вопросов происхождения и внутриродовых связей.

В списке литературы кроме цитированных работ приведены только некоторые статьи, послужившие наряду с гербарным материалом источником при выяснении экологии и ареала видов.

Из работ, использованных при составлении ареалов, в список включены в основном обзорные: флоры, характеризующие общее распространение видов главным образом за пределами СССР. По Советскому Союзу не могла быть приведена вся обширная отечественная геоботаническая и флористическая литература, содержащая указания местонахождений изучаемых видов. Список ограничивается только наиболее существенными литературными источниками.

Эксикаты приводятся в основном только по Советскому Союзу.

Выражаю свою глубокую благодарность проф. В. П. Савичу, предоставившему мне возможность при подборе литературы пользоваться его картотекой по мхам Советского Союза.

Сокращение названий стран при указании общего распространения и флористических районов СССР приняты здесь те же, что и во «Флоре споровых растений СССР».

ВВЕДЕНИЕ

Изучаемое семейство принадлежит к подклассу *Bryales*, к порядку *Eubryales*, включающему подпорядок *Bartramiineae* с семействами *Aulacomniaceae*, *Meesiaceae*, *Catoscopiaceae*, *Bartramiaceae* и *Spiridentaceae* (тропическое семейство). Некоторые авторы (Herzog, 1926) причисляют сюда же семейство *Timmiaceae*; Бротерус, Менкемейер (Brotherus, 1923, 1924; Mönkemeyer, 1927) выделяют последнее в самостоятельный подпорядок — *Timmiineae*.

Нельзя не упомянуть об одной из последних классификаций листостебельных мхов, предложенной Диксоном (Dixon, 1932). В ней он выделяет в качестве самостоятельного подпорядка собственно *Bartramiineae* с родом *Catoscopium*, остальные семейства этого подпорядка (в понимании других авторов) объединяются им в подпорядок *Rhizogoniineae*.

В настоящем обзоре принята классификация Бротеруса (Brotherus, 1924—1925), в которой он следует Флейшеру (Fleischer, 1915—1922).

Рассматриваемое семейство занимает в подпорядке *Bartramiineae* центральное положение, обнаруживая близкое родство с семейством *Aulacomniaceae* через род *Paludella* и с семейством *Bartramiaceae* через семейство *Catoscopiaceae*.

Весь этот подпорядок состоит преимущественно из болотных мхов, особенно семейства *Aulacomniaceae*, *Meesiaceae*, *Catoscopiaceae* и частично семейство *Bartramiaceae* (род *Philonotis*); род *Bartramia* и другие последнего семейства — скальные, семейство *Spiridentaceae* — эпифиты.

Первые три семейства распространены преимущественно в северном полушарии и очень редко заходят в южное (род *Me sia*); *Bartramiaceae* имеет представителей как в северном, так и в южном полушариях, есть виды, встречающиеся в тропиках. Эпифитное семейство *Spiridentaceae* — тропическое, распространенное от Индомалаи до Полинезии.

СИСТЕМАТИЧЕСКАЯ ЧАСТЬ

ХАРАКТЕРИСТИКА ПОДПОРЯДКА BARTRAMIINEAE

Стебель чаще прямостоячий, всесторонне облиственный, листья длинно заостренные до щетинообразных. Коробочка обычно наклоненная, то из длинной шейки удлиненно- или шаровидно-грушевидная, гладкая, то яйцевидно-удлиненная до цилиндрической или шаровидная и тогда большей частью бороздчатая. Перистом двойной, иногда оба, или только внутренний, редуцированы. Зубцов перистома 16.

ХАРАКТЕРИСТИКА СЕМЕЙСТВА MEESIACEAE

Мхи, растущие стройными, густыми, высокими, лишенными блеска и слабо блестящими дерновинками на болотах и местах с постоянным увлажнением; сверху дернинки желто- и буро-зеленые, внутри ржаво-бурые и черные. Стебель прямостоячий, густо 3—8-рядно облиственный, с 1—2 побегами возобновления, чаще до побегов возобновления покрыт коротким бородавчатым ризоидным войлоком. Стебель с центральным пучком, рыхлой основной тканью, толстостенной корой (последняя слабо выражена у *Meesia uliginosa*, в роде *Paludella* и в роде *Amblyodon*) и гиалодермисом (исключая род *Paludella*). В пазухах верхних листьев короткие булавовидные волоски. Листья почти все одинаковой величины, обычно из прямостоячего основания отстоящие до оттопыренно назад отогнутых, яйцевидно-ланцетные, до удлиненно- и линейно-ланцетных, однослойные, цельнокрайние или зубчатые. Жилка мощная исчезает

перед верхушкой или в верхушке листа; различают в ней спинные, брюшные и внутренние (чаще стереидные) клетки. Клетки пластинки листа сравнительно не крупные, все с довольно утолщенными стенками (исключая род *Amblyodon*) и гладкие (исключая род *Paludella*), в верхней части листа прямоугольные до округло-4—6-угольных, в нижней — более тонкостенные, удлиненные и чаще прозрачные. Однодомные и двудомные. Андроцей и гинецей верхушечные, первый дисковидный, с булавовидными парафизами, второй хохолковидный, с нитевидными парафизами; в случае обоеполости — парафизы той и другой формы. Спорогоны обычно одиночные, с длинной тонкой, извитой, красной ножкой. Коробочка удлиненно-грушевидная, слабо согнутая, с горбатой спинкой и длинной прямой шейкой, имеющей устьица и ассимиляционную ткань. Экзотеций тонкокожистый, в сухом состоянии гладкий, клетки его на спинной и брюшной сторонах коробочки различные. Колечко чаще 1—2-рядное. Перистом двойной: наружный (исключая *Paludella*) короче внутреннего, зубцы его тупые; внутренний — с низкой нежной основной пленкой и узко линейными отростками; реснички в виде утолщенных рядов палочек или узлов (исключая *Amblyodon* и *Paludella*). Крышечка маленькая, коротко коническая, тупая. Колпачок маленький, клобуковидный, гладкий, спадающий. Споры очень крупные (исключая *Paludella*).

Небольшое голарктическое семейство с тремя изолированными родами, отсутствует в тропиках и слабо представлено в горах южного полушария (род *Meesia*). Роды *Paludella* и *Amblyodon* монотипные, род *Meesia* насчитывает 10 видов, из них для СССР известны 4 вида.

И с к о п а е м ы е. Представители этого семейства найдены в ископаемом состоянии в основном только в четвертичных отложениях. Не все данные по ископаемым мхам заслуживают доверия. Указание у Диксона (Dixon, 1927, стр. 41, 42, 43) со ссылкой на работу Штарка (Stark, 1912, стр. 89) является результатом ошибки. Штарк в таблице на стр. 89—90, которую имеет в виду Диксон, приводит список ныне произрастающих видов мхов Бадена, по его мнению, реликтов ледникового периода и только 4 ископаемых. Остальные ископаемые виды мхов сведены им в таблице на стр. 116, в которой наши виды тоже отсутствуют.[1]

ТАБЛИЦА ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ РОДОВ

1. Листья оттопыренно назад отогнутые, клетки в верхней части листа мамиллозные. Коробочка с короткой шейкой, продолговато-яйцевидная. Оба перистома одинаковой длины. Споры мелкие . . . . 1. **Paludella** Brid.

— Листья б. ч. прямо отстоящие, реже оттопыренно отогнутые, клетки листа гладкие. Коробочка с длинной шейкой, удлиненно-грушевидная. Наружный перистом много короче внутреннего. Споры крупные. . . . . 2.

2. Клетки листа очень крупные, рыхлые, тонкостенные, в верхней части ромбовидно-шестисторонние. Наружный перистом папиллозный, внутренний — без ресничек. Споры грубо бородавчатые . . . . 2. **Amblyodon** Palis.-Beauv.

— Клетки листа, особенно в верхней части, мелкие, толстостенные, коротко прямоугольные и квадратные. Наружный перистом тонко штри-

[1] Гамс (Gams, 1932, стр. 299) также указывает на неправильное использование Диксоном данных Штарка. Однако Гамс ошибочно считает, что у Штарка совершенно не приводятся ископаемые мхи.

ховатый, внутренний — с рудиментарными ресничками, продолжение их в виде рядов утолщений — узлов, или палочек, в неразрушенной стенке внутреннего слоя перистома, которые образуют как бы сетчатую пленку. Споры папиллозные. . . . . 3. **Meesia Hedw.**

При анализе семейства *Meesiaceae* в том объеме и понимании, которого придерживаются в основном все современные бриологи, нельзя не прийти к выводу, что оно, во-первых, не является естественным, а во-вторых, роды, которые включают в него, не являются равноценными. Поэтому встал вопрос о необходимости выделения рода *Paludella* и рода *Amblyodon* в пределах семейства *Meesiaceae* в более крупные систематические подразделения.

Включение их в семейство *Meesiaceae* является искусственным, но отсутствие у этих монотипных родов каких-либо близко родственных форм среди других семейств и некоторое сходство с родом *Meesia* позволяют выделить их в подсемейства *Paludelloideae* и *Amblyodontoideae*.

Дальнейшее изучение, возможно, покажет необходимость выделения этих родов в самостоятельные семейства.

Следует отметить, что Линдберг (Lindberg, 1879) наметил в семействе *Meesiaceae* две группы — *A. Paludelleae* и *B. Meeseeae*, но ничем не обосновал выделение этих групп.

Анатомо-морфологические признаки как гаметофита, так и спорофита *Paludella* в основном отличаются от признаков, свойственных *Meesiaceae*. Мамиллозность клеток листа, отсутствие гиалодермиса и слабо развитая кора в стебле, одинаковая длина наружного и внутреннего перистомов, постоянное присутствие рудиментарных ресничек и мелкие споры не наблюдаются у других родов семейства. Весь своеобразный облик этого растения, которое, раз увидев, нельзя смешать ни с каким другим мхом, прекрасно характеризует обособленность этого рода.

Вопрос о выделении рода *Amblyodon* в подсемейство и даже в самостоятельное семейство, как и вопрос о положении его в системе, поднимался неоднократно. Переоценка признаков то гаметофита, то спорофита давала повод ставить род *Amblyodon* в разные места системы мхов. Мюллер (C. Müller, I, 1849), переоценивая значение морфологии клеток листовой пластинки в систематике, относит род *Amblyodon* к семейству *Funariaceae*. На этом же признаке основывается Линдберг (Lindberg, 1879), когда выделяет подсемейство *Amblyodonteae*; Мильде (Milde, 1869) придерживается такого же взгляда, тогда как Гампе (Hampe, 1871) не находит достаточных оснований для того, чтобы выделить *Amblyodon* из рода *Meesia*. Юратцка (Juratzka, 1882, стр. 315) устанавливает семейство *Amblyodontaceae* параллельно семейству *Meesiaceae*. Последнее положение оспаривается Лимприхтом (Limpricht, 1895), который решающее значение в систематике мхов отводит признакам спорофита, поэтому для него род *Amblyodon* — равный член в семействе *Meesiaceae*, ближе всего примыкающий к роду *Cinclidium* из семейства *Mniaceae*.

Уже раньше обращалось большое внимание (Мюллер, Линдберг, Мильде) на строение гаметофита рода *Amblyodon*, несущего признаки, несомненно отличающиеся от признаков рода *Meesia*. То же нужно сказать и о строении перистома. Он отличается от перистома у видов семейства *Funariaceae* и рода *Meesia*. За присоединение рода *Amblyodon* к семейству *Meesiaceae* и говорит единственно только довольно большое внешнее сходство *Amblyodon dealbatus* и *Meesia uliginosa* и некоторые общие закономерности в строении перистома (наружный перистом много короче внутреннего, с тупыми зубцами). Это и позволило большинству авторов

включать этот род в семейство *Meesiaceae*. Но с таким же успехом можно род *Amblyodon* присоединить к семейству *Mniaceae* через род *Cinclidium*, у которого зубцы наружного перистома короче зубцов внутреннего, тупые; отростки внутреннего перистома вверху, так же как и у рода *Amblyodon*, срастаются, правда, настолько основательно, что даже образуется род купола. Помимо того, как у *Cinclidium*, так и у *Amblyodon* перистом не имеет ресничек. Таким образом, здесь существует не меньшее сходство, чем с родом *Meesia*; перистом последнего, кроме общего плана строения, несет такие отличительные черты, которые не обнаруживаются ни в одной группе мхов. Гаметофит же рода *Amblyodon* отличается от гаметофита *Meesia* и *Cinclidium*.

Просматривая любой диагноз семейства *Meesiaceae*, каждый раз мы видим в характеристике семейства выделение родовых признаков рода *Amblyodon*, выходящих за рамки признаков, общих семейству. Поэтому мне кажется более правильной та точка зрения, согласно которой этот род на основании его анатомо-морфологических признаков, экологии и распространения (кроме того, этот вид однолетний) выделяется в самостоятельное подсемейство.

Подсемейство PALUDELLOIDEAE (Lindb.). A. Abr.

Род 1. **Paludella** Brid.[1]

Brid. Muscolog. recent. suppl. III (1817) 72. — *Orthopyxis* Palis.-Beauv. Prodr. (1805) 31. — *Hypnum* Web. et Mohr in Bot. Taschenb. (1807). — *Meesia* Wahlenb. Flora lapp. (1812). — *Pohlia* Spreng. Syst. veg. IV, 1 (1827). — [*Bryum* Linn. Sp. pl. II (1753); *Mnium* Linn. Jun. Methodus muscor. illustr. (1781); *Paludella* Ehrh. Phytophyll. VII. 69 (1788)].

Род *Paludella* впервые обосновал Бридель (Bridel, 1817). Название *Paludella* было дано этому растению Эрхартом (Ehrhart, 1788) в работе, где он предложил вместо линнеевской биноминарной номенклатуры обозначать каждый вид растения названием из одного слова. Как мы видим из синонимики, разные авторы относили единственного представителя *Paludella* к самым различным родам.

Дернинки большие и чаще высокие, светлозеленые, густо войлочные. Стебель простой или с побегами возобновления, равномерно облиственный, с короткими ризоидами. Листья сбегающие, оттопыренно назад отогнутые, резко килеватые, вверху по краю пильчатые от мамиллозно выступающих клеток. Жилка тонкая, исчезающая в верхушке листа. Клетки в верхней части листа округло 6-угольные, толстостенные, с обеих сторон мамиллозные, к основанию удлиненные, тонкостенные, прозрачные, гладкие. Перихециальные, перигониальные и верхушечные листья отличаются от остальных листьев размерами и формой. Ножка спорогона длинная. Коробочка из прямой короткой шейки яйцевидно-удлиненная, слабо согнутая, с высокой спинкой. Оба перистома равной длины, построены по типу рода *Webera* семейства *Bryaceae* с зачатками ресничек.

Монотипный род северного полушария. Единственный его представитель *Paludella squarrosa* растет главным образом на болотах.

1. **Paludella squarrosa** (Hedw.) Brid. Muscolog. recent. suppl. III (1817) 72; Jens. C. Skand. Bladmoss fl. (1939) 61. — *Bryum squarrosum*

[1] Название *Paludella* происходит от palus, paludis — болото.

Hedw. Sp. musc. (1801) 186. — *Orthopyxis squarrosa* Palis.-Beauv. Prodr. (1805) 79. — *Hypnum paludella* Web. et Mohr in Bot. Taschenb. (1807) 274. — *Meesia squarrosa* Wahlenb. Flora lapp. (1812) 356. — *Paludella squarrosa* Brid. l. c.; Warnst. in Hedwigia, 54 (1913) 71; Поле в Тр. Бот. сада, 33, 1 (1915) 53; Arnell in Ark. f. Botan. 15, 5 (1917) 52; Broth. Laubm. Fennosk. (1923) 347; Broth. in Engler, Natür. Pflanzenfam. 10 (1924) 444; Malta in Acta Horti Botan. Univ. Latv. 5 (1930) 133; Möller, Meesiaceae in Ark. f. Botan. 28A, 4 (1936) 49; Kabirsch in Hedwigia, 77 (1937) 131; Лазар. в Бот. журн. АН УРСР, II, 1 (1941) 73; Laasimer, Eesti nsv tähtsam. mets. määr. (1948) 92. — *Pohlia squarrosa* Spreng. Syst. veg. IV, 1 (1827) 188.

Icon.: Hedw. l. c. tab. 44, fig. 6—11; Bryol. eur. IV (1836—1851) tab. 1 (312); Husnot, Muscol. Gall. I (1884—1890) tab. 73; Limpr. Laubmoos. in Rabenh. Krypt. Fl. IV, 2 (1895) tab. 306; Braithw. British Moosflora, II, 16 (1895) tab. 79B; Roth, Europ. Laubm. II (1905) tab. 23, fig. 6a—f; Warnst. Laubm. Brandenb. II (1906) 599, fig. 3; Broth. l. c. tab. 59 A—D; Jens. Danmarks moss. II (1923) tab. 21; Broth. l. c., tab. 390; Dix. et Jam. Stud. Handb. Brit. moss. (1924) tab. 37F; Mönkem. Laubm. Europ. in Rabenh. Krypt.-Fl. (1927) tab. 116; Grout, Moss-fl. North Amer. II, 3 (1935) tab. 63; Лазар. Визначн. лист. мох. УСРР (1936) табл. 91—92; Laasimer, l. c. (1948) tab. 7, fig. 2; Gams, Kryptog. Fl. Mitteleur. (1950) tab. 127, fig. 1; Лазар. Опр. листв. мхов БССР (1951) табл. 98—99.

Exs.: Broth. Bryoth. fenn. n° 53; Broth. Musci Fenn. exs. n° 80; Girg. Laubm. Liv.-Ehst.-Kurl., n° 192; Girg. Laubm. Russ. Ostsee-Prov. n° 109; Mikut. Bryoth. balt. n° n°. 394, 394a, b, c; Zmuda, Bryoth. polon. n° 172.

Дернинки густые, войлочные, легко распадающиеся на отдельные стебельки, 5—20 см высоты, светло- и желто-зеленого, внизу от ржаво-бурого до черного цвета. Стебель простой или с побегами возобновления под верхушкой, равномерно облиственный, густо покрыт короткими ризоидами; центральный пучок маленький, эпидермиса нет. Листорасположение пятирядное. Листья скученные, далеко низбегающие, яйцевидно-ланцетные, заостренные, 0.9—2 мм длины и 0.45—1 мм ширины; из прямого сбегающего основания оттопыренно и крючковидно назад отогнутые, резко килеватые, край листа от середины вниз узко отогнут, вверху неравномерно пильчатый. Жилка тонкая, исчезает в верхушке листа. Клетки в верхней части листа округло-шестиугольные, 12—18.6 μ, двухсторонне мамиллозные, толстостенные, в середине листа овальные, у основания тонкостенные, бесцветные, удлиненные до продолговато-шестисторонних, 46—108 μ длины и 9.8—15.5 μ ширины; в углах листа клетки короткие, буреющие. Двудомный. Перигониальные листья широко яйцевидные, с короткой, волнистой, назад отогнутой верхушкой, перихециальные — длиннее стеблевых, прямые или вверху крючковидные, ланцетные, с широко отогнутыми краями, 1.5—3.6 мм длины и 0.6—1 мм ширины. Спорогоны одиночные, редко по два. Ножка 3—6.5 см длины, тонкая, красного цвета, переходящая в короткую шейку. Коробочка продолговато-яйцевидная, слабо согнутая, 3—4 мм длины и 1 мм толщины, желто-бурая, после созревания красно-бурая. Оба перистома одинаковые, 0.4—0.5 мм высоты. Зубцы наружного перистома ланцетные, бледножелтые, папиллозные; основная пленка внутреннего перистома достигает $^1/_5$ высоты зубцов; отростки узко линейные, щелевидно продырявленные. Споры 12.5—22 μ, желтые, папиллозные. Созревание в VI, VII. Описан из Германии. (Рис. 1—7).

ОПИСАНИЕ

Морфология гаметофита. Растение образует густые войлочные, но легко распадающиеся большие дернинки. Иногда *P. squarrosa* выступает в качестве эдификатора и фитоценозы с участием ее занимают значительные пространства. Дернинки светло- и желто-зеленые, редко яркозеленые, только в верхней части стебля, книзу дернинки становятся ржаво-бурыми и даже черными от многочисленных ризоидов. Стебли шну-

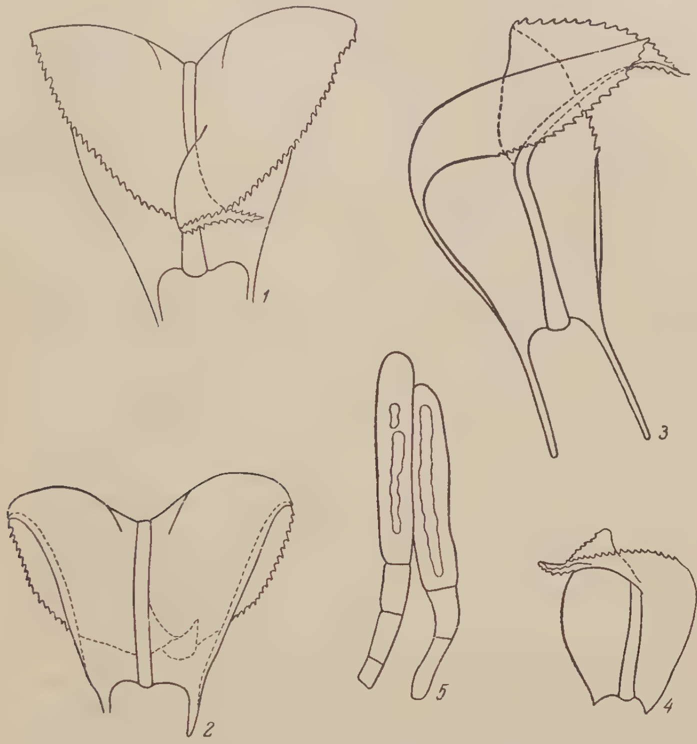


Рис. 1. *Paludella squarrosa* (Hedw.) Brid. *1—4* — листья; *5* — булавовидные волоски. (Ориг.).

ровидные, различной мощности, с немногими ветвями. Побегов возобновления чаще по одному, бывает и до трех, под верхушкой стебля. В некоторых случаях побеги развиваются из старых частей стебля. Отдельные стебельки слабо соединены друг с другом коротким ризоидным войлоком, густо одевающим стебельки почти до верхушки или чуть выше побегов возобновления. Скученные, пятирядно расположенные на стебле листья, в пазухах на верхушке стебля, несут короткие булавовидные волоски (рис. 1, *5*). Многоклеточная ножка волоска окрашена аноцианом, верхушечная клетка удлиненно-овальная, бесцветная, при старении окрашивается так же, как и ножка. На верхушке плодущего стебля листья собраны рыхлым хохолком, но почти такая же картина наблюдается и на бесплодных стеблях. Стеблевые листья из прямостоячего основания оттопыренно, крючковидно назад отогнутые (рис. 1, *1—4*; рис. 2, *1*; 5, *1*). Это положение листьев и придает всему растению своеобразный облик, резко отличающий его от всех других мхов. В очертании листья широко яйце-

видно-ланцетные, остроконечные, резко килеватые. Жилка тонкая, исчезающая в верхушке листа. Края листа от середины вниз узко отогнутые, вверх пильчатые от мамиллозно выступающих краевых клеток, также пильчатая и жилка в верхней части со спинной стороны листа. Пластинка листа внизу бледнозеленая, прозрачная, гладкая; вверху зеленая, со спинной стороны и с брюшной мамиллозная. Растение двудомное. Андроцей и гинецей верхушечные (рис. 7, *2*, *3*). Андроцей дисковидный. Антеридии многочисленные, крупные, коротко стебельчатые, со сравни-

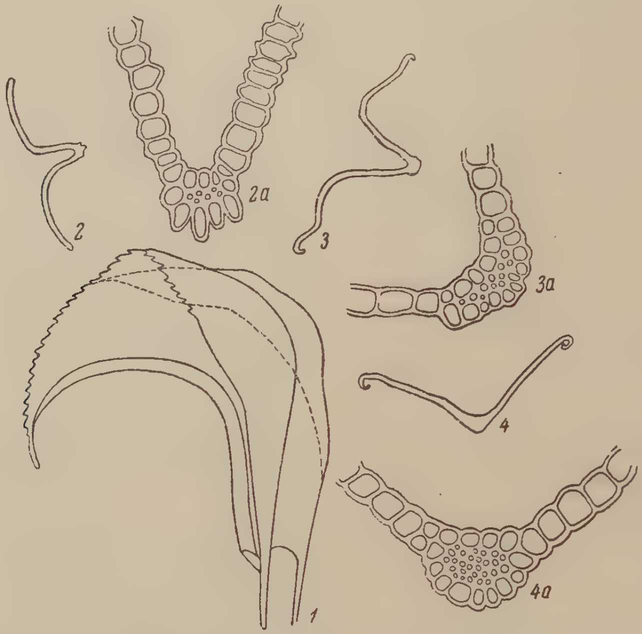


Рис. 2. *Paludella squarrosa* (Hedw.) Brid. *1* — вид листа сбоку; *2* — поперечный разрез листа в верхней части; *2a* — часть поперечного разреза листа в верхней части (больш. увел.); *3* — поперечный разрез листа в средней части; *3a* — часть поперечного разреза листа в средней части (больш. увел.); *4* — поперечный разрез листа в нижней части; *4a* — часть поперечного разреза листа в нижней части (больш. увел.). (Ориг.).

тельно длинными, вверху булавовидно утолщенными, коротко расчлененными парафизами (рис. 5, *6*). Антеридии и парафизы желтого цвета. Перигониальные листья широко яйцевидные, с короткой волнистой, отогнутой назад верхушкой (рис. 5, *2*). Гинецей многолистный, с немногочисленными архегониями и нитевидными парафизами (рис. 5, *4*; 7, *3*). Парафизы состоят то из одного ряда клеток, то из двух—нескольких. Брух, Шимпер и Гюмбель (Bruch, Schimper, Gümbel, 1836—1851, стр. 2) указывают, что нитевидные парафизы нередко совершенно отсутствуют во время «цветения» — формирования и развития архегониев — и появляются в значительном количестве ко времени созревания коробочки. Отсутствие парафиз в сформированном гинецее неоднократно наблюдалось мною на многих образцах из разных пунктов Советского Союза. Можно предполагать, что это — закономерное явление не только для данного вида. В свете этих данных нельзя согласиться с точкой зрения, согласно которой роль парафиз

заключается только в предохранении архегониев от повреждений и высыхания. Следует высказать предположение, что в их функции входит также защита нежного основания ножки — гаусториальной части ее, через которое поступают все питательные вещества в коробочку, от высы-

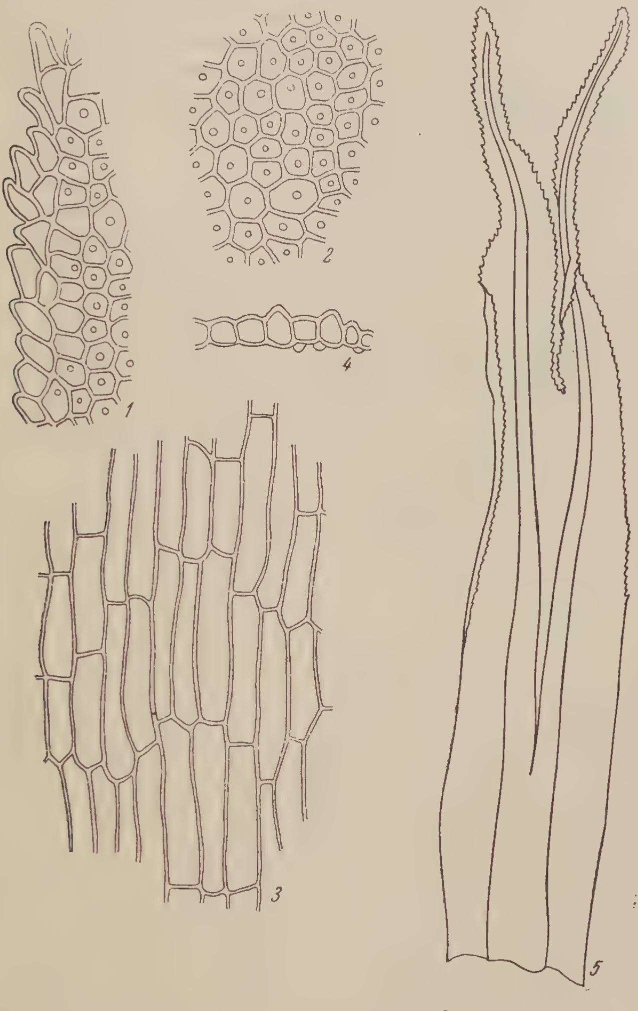


Рис. 3. *Paludella squarrosa* (Hedw.) Brid. *1* — клетки края листа; *2* — клетки в верхней части листа; *3* — клетки основания листа; *4* — клетки средины листа на поперечном разрезе; *5* — перихециальный лист с двойной верхушкой. (Ориг.).

хания. Перихециальные листья значительно длиннее стеблевых и иной формы — ланцетные, прямостоячие или в верхней части отогнутые, с широко отогнутыми краями (рис. 5, *3*).

М о р ф о л о г и я   с п о р о ф и т а. Спорогоны верхушечные, по одному из перихеция, редко по два. Коробочка крупная, с короткой прямой, продольно морщинистой шейкой, слегка согнутая, с высокой спинкой, продолговато-яйцевидная до цилиндрической и прямой (рис. 6, *1*; 7, *3—6*). Экземпляры с прямой коробочкой наблюдались мною в образцах Верещагина 1908 г. с Алтая, а также из Норвегии и Финлян-

дии. Молодые коробочки зеленые, постепенно желтеющие, до желто-бурых, после созревания красно-бурые. Коробочки 3—6 мм длины и 1 мм толщины. Экзотеций кожистый. Ножка тонко волосовидная, сухая, в верхней части слегка вправо закрученная, 3—6 см длины, с небольшими отклонениями в ту или другую сторону (у некоторых экземпляров из Сибири длина ножек 2.5 и 6.5 см). Основание ножки — гаусториальная часть — погружено в ткань материнского растения и окружено влагальцем; сверху влагальца сохраняется часть брюшка архегония в виде светлой трубочки с бахромчатыми краями (раструб — ochrea), образующейся в результате того, что растущий спорогон разрывает архегоний. Коробочка открывается конусовидно выпуклой крышечкой с коротким бородавчатым носиком. Колпачок маленький, тонкостенный, гладкий, клобуковидный, ко времени созревания обычно опадающий. Растение многолетнее.

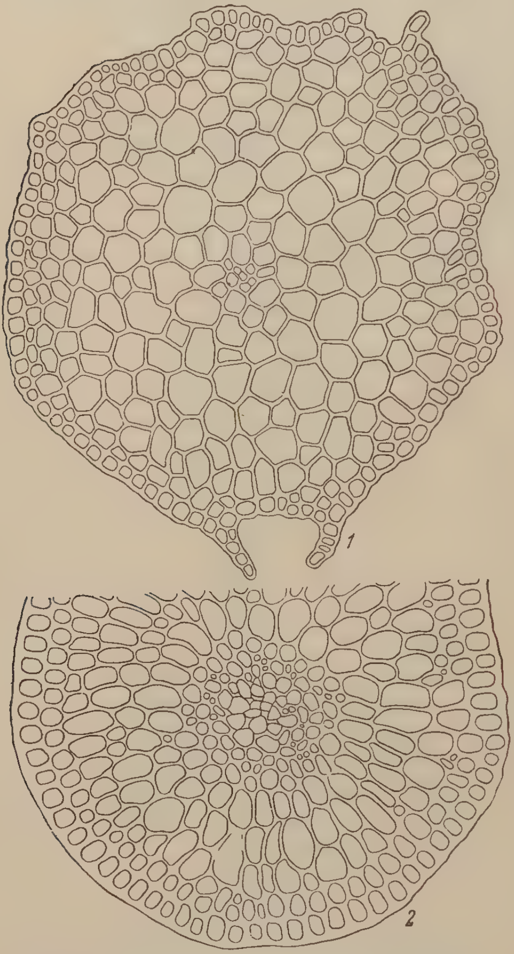


Рис. 4. *Paludella squarrosa* (Hedw.) Brid. *1* — поперечный разрез стебля; *2* — часть поперечного разреза ножки. (Ориг.).

А н а т о м и я   г а м е т о ф и т а. Стебель на поперечном разрезе округло-многоугольный, крылато-ребристый, от далеко сбегающих листьев, края которых срастаются со стеблем (рис. 4, *1*). От наружных клеток стебля отходят короткие, слабо разветвленные ризоиды. Молодые ризоиды гладкие, тонкие, старые — шероховато-бородавчатые, толстые, красно-бурые. В диагнозах у Лимприхта (Limpricht, 1895, стр. 500), Рота (Roth, 1905, стр. 205) и Бротеруса (Brotherus, 1924, стр. 443) ошибочно указано, что ризоиды гладкие. Стебель состоит из трех типов тканей, обычных для мхов, только не все они одинаково хорошо развиты. Наружный слой — кора — состоит из одного, редко, в зоне прикрепления листьев, двух слоев прозенхимных, вытянутых вдоль стебля клеток. Клетки коры с толстыми, слабо окрашенными стенками, отчего и весь стебель кажется светложелтым, а то и зеленым. Ряд авторов не выделяет коры (Лимприхт, Рот), считая, что это утолщаются к периферии клетки основной ткани, но Варнсторф (Warnstorf, 1906, стр. 586) говорит о них как о «Mantelzellen», которые у него обозначают кору. Как видно из рисунка, механическая — склеренхимная ткань в стебле *P. squarrosa* развита

слабо. Вероятно, это связано с произрастанием в болотах и с характером роста обширными дернинками, буквально целыми коврами, когда механическая функция выполняется всеми растениями, взаимно связанными друг с другом ризоидным войлоком. Основная ткань, идущая за корой, развита хорошо. Состоит она из крупных, округло-угловатых клеток. Стенки этих клеток почти равной толщины, лишь с небольшими утолщениями в углах клеток. Функция этой ткани — проведение и сохранение воды, а также и питательных веществ. Основная ткань отграничена от центрального пучка. Последний очень маленький, образован небольшой группой мелких — гидроидных клеток, частью стенки их утолщены. В данном случае функция проведения и сохранения воды лежит на паренхиме, близко соприкасающейся с внешней средой ввиду слабого развития механической — склеренхимной ткани. Эпидермис не развит. В верхней части листья оттопыренно, крючковидно назад отогнутые, резко килеватые, с плоским пильчатым краем. Соответственно описанию, на поперечном срезе листа мы различаем три зоны: основание, среднюю часть и верхушку (рис. 2). Клетки верхней части листовой пластинки округло 6-угольные, равномерно толстостенные, двухсторонне мамиллозные, зеленые (рис. 3, *2*); в середине листа — овальные, в основании удлиненные до прямоугольно-шестисторонних, тонкостенные, прозрачные (рис. 3, *3*). Неравномерная пильчатость края листа происходит от мамиллозно выступающих краевых клеток (рис. 3, *1*). Жилка в нижней части листа довольно сильно выступает со спинной стороны. На поперечном разрезе жилки обнаруживаем один ряд брюшных и один ряд спинных клеток, между ними 2—5 рядов стереидных клеток с толстыми стенками и узкими просветами. Количество стереидных клеток в жилке уменьшается по направлению от основания листа вверх, исчезая в верхушке, параллельно с уменьшением мощности жилки в этом направлении (рис. 2, 4а, *3а*, *2а*). Вверху, со спинной стороны листа, жилка зубчатая, это спинные клетки несут на своей наружной поверхности мамиллозные выросты (рис. 2, *2а*). В литературе указывают на гомогенное строение жилки (Лимприхт, Рот, Бротерус).

А н а т о м и я с п о р о ф и т а. Ножка имеет те же ткани, что и стебель, но степень развития их иная. Кора здесь хорошо выражена, обычно из двух слоев довольно мелких, толстостенных клеток с сильно окрашенными оболочками, она резко отграничена от основной ткани. Последняя более рыхлая, крупноклеточная, с неравномерно утолщенными в углах и имеющими поры стенками клеток. Интенсивность окраски их стенок более слабая, чем у оболочки клеток коры. К центру ножки клетки основной ткани уменьшаются в размере. От центрального пучка они отделены не очень резко выраженным внутренним влагалищем — гадромным влагалищем, состоящим из 1—2 рядов клеток с утолщенными стенками, вытянутых в длину, но не прозенхимных. Это влагалище окружает хорошо развитый (сравнительно со стеблем), бледно окрашенный центральный пучок из группы гидроидов (рис. 4, *2*). Роль гадромного влагалища, по Лорху (Lorch, 1931), — защита от сдавливания центрального цилиндра при подсыхании растения. Лорх (стр. 185) отмечает для *P. squarrosa* отсутствие стереидов в стопе. Шейка с поверхностными устьицами и с хорошо развитой ассимиляционной тканью (рис. 6, *5*, *6*). Экзотеций кожистый, толстостенный, клетки его с брюшной стороны коробочки округло-многоугольные (рис. 6, *3*), со спинной — удлиненно-многоугольные до округло-прямоугольных (рис. 6, *4*). Споровый мешок отграничен от стенок коробочки воздушной полостью. Водоносная ткань развита. Колонка после созревания спор укорачивается. Колечко состоит из двух рядов мелких

клеток, обычно отрывающихся вместе с отпадающей крышечкой, редко остающихся в виде обрывков. Перистом двойной, образован 16 зубцами. Зубцы наружного перистома загнуты внутрь и часто кажутся поэтому короче внутреннего перистома, по форме они удлиненно-ланцетные, тупые,

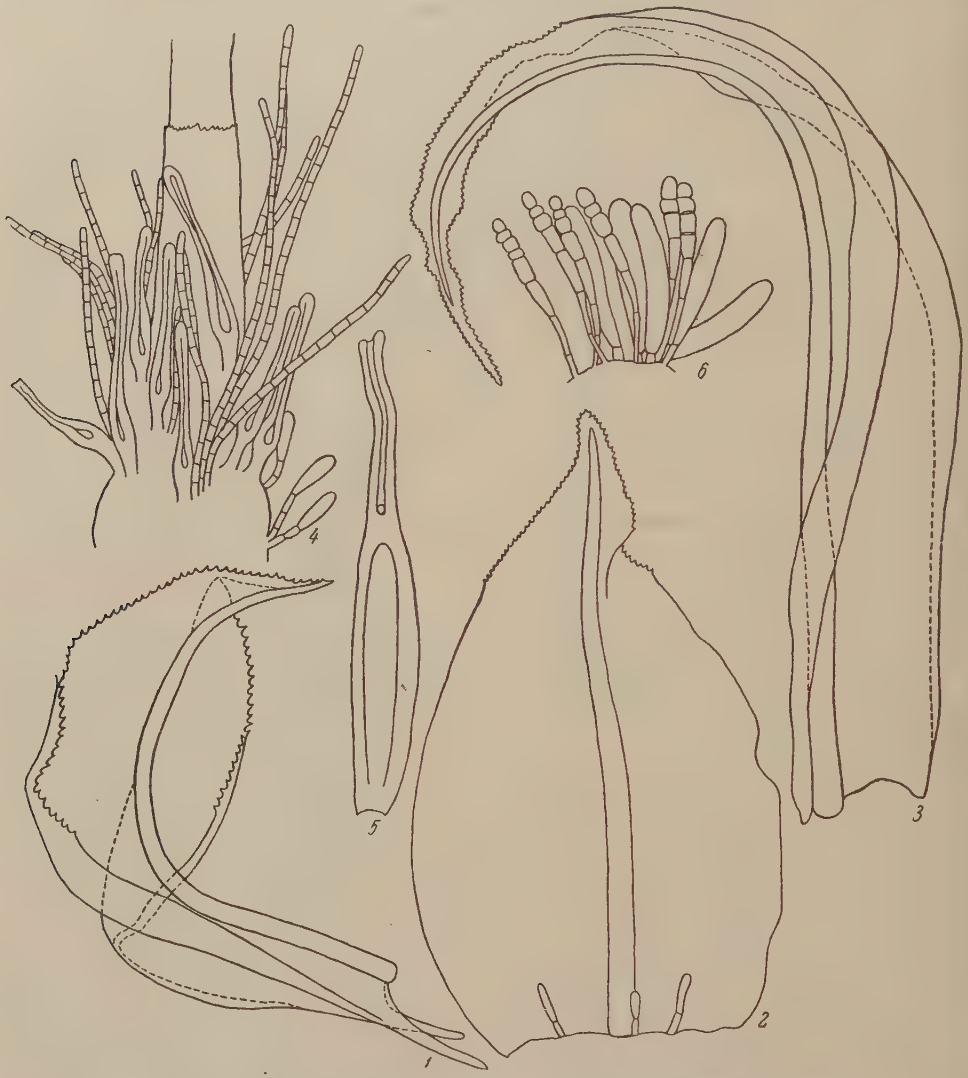


Рис. 5. *Paludella squarrosa* (Hedw.) Brid.
1 — верхний лист; *2* — перигониальный лист; *3* — перихециальный лист; *4* — архегонии с парафизами; *5* — разросшийся архегоний. *6* — антеридии с парафизами. (Ориг.).

светложелтые, снаружи тонко папиллозные, в верхней части штриховатые, средняя продольная линия ломаная (рис. 7, *1*). Пластинок в зубце обычно больше 25; с внутренней стороны зубцы бледные, нежные. Основная перепонка внутреннего перистома достигает, как правило, $^1/_5$ высоты зубцов наружного, бледная; реснички обычно слабо развиты, но, как рудиментарные, всегда присутствуют. Не могу согласиться с авторами:

Лимприхтом, Ротом, Варнсторфом, Бротерусом, Граутом, которые в диагнозе вида указывают на полное отсутствие ресничек, хотя Лимприхт (Limpricht, 1895, стр. 500, фиг. 306) рисунок перистома дает с ясными ресничками, противореча диагнозу. Отростки внутреннего перистома узко

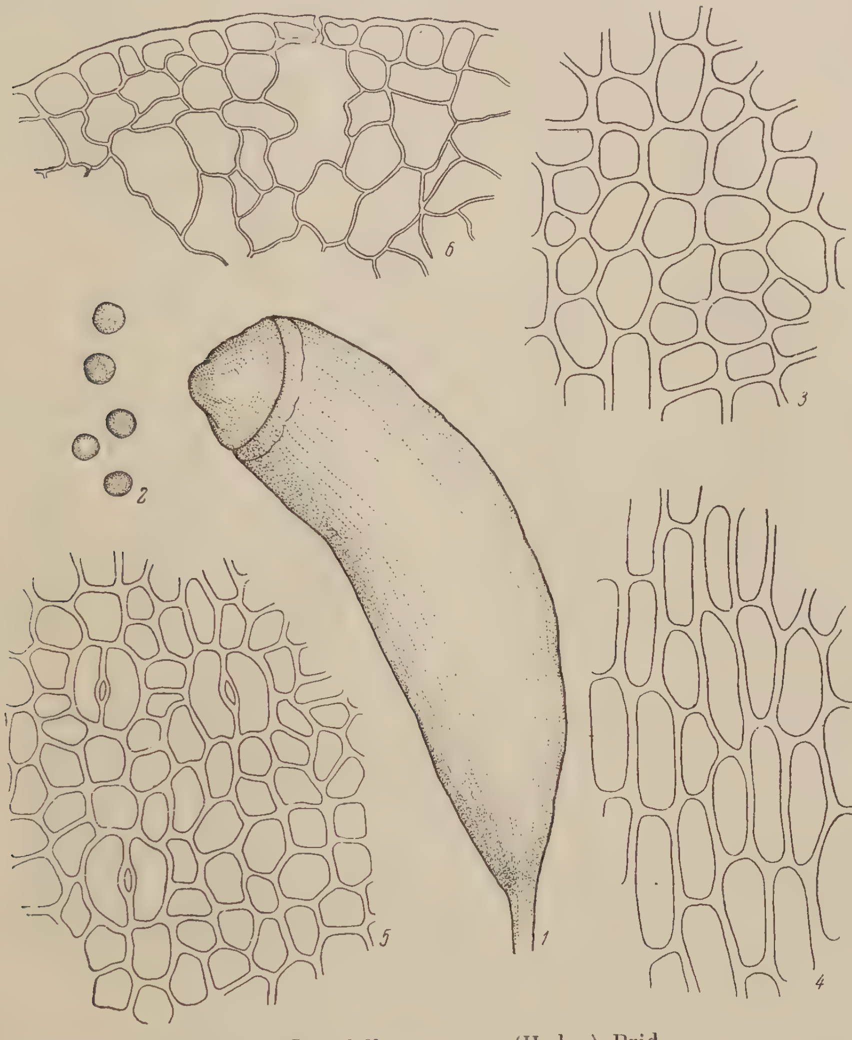


Рис. 6. *Paludella squarrosa* (Hedw.) Brid.
1 - закрытая коробочка; *2* — споры; *3* — клетки экзотеция с брюшной стороны коробочки; *4* — клетки экзотеция со спинной стороны коробочки; *5* — устьица; *6* — разрез части экзотеция с устьицем. (Ориг.).

линейные, чаще щелевидно продырявленные, редко цельные. На верхушке они часто с боковыми придатками, связывающими отростки вместе. Споры тонко папиллозные, не крупные, бледножелтые (рис. 6, *2*). Этот вид весьма постоянен в своих признаках. По данным Гагена (Hagen, 1909 стр. 19), в Норвегии им наблюдалась *P. squarrosa* f. *leptocarpa* с цилиндрической согнутой коробочкой, в сухом состоянии 0.5 мм толщины. Других изменений в строении этого мха ни в литературе, ни в просмотренном обширном материале по СССР и, частично, другим странам, обнаружить не удалось.

Тератология. Явления тератологии нередко проливают свет не только на вопросы развития и происхождения данного органа, но и на филогенетическое родство различных групп растений. Не ставя себе этой специальной задачи и не имея для этого достаточно материала, укажу лишь на ряд уродливых образований у *P. squarrosa*, наблюдавшихся на об-

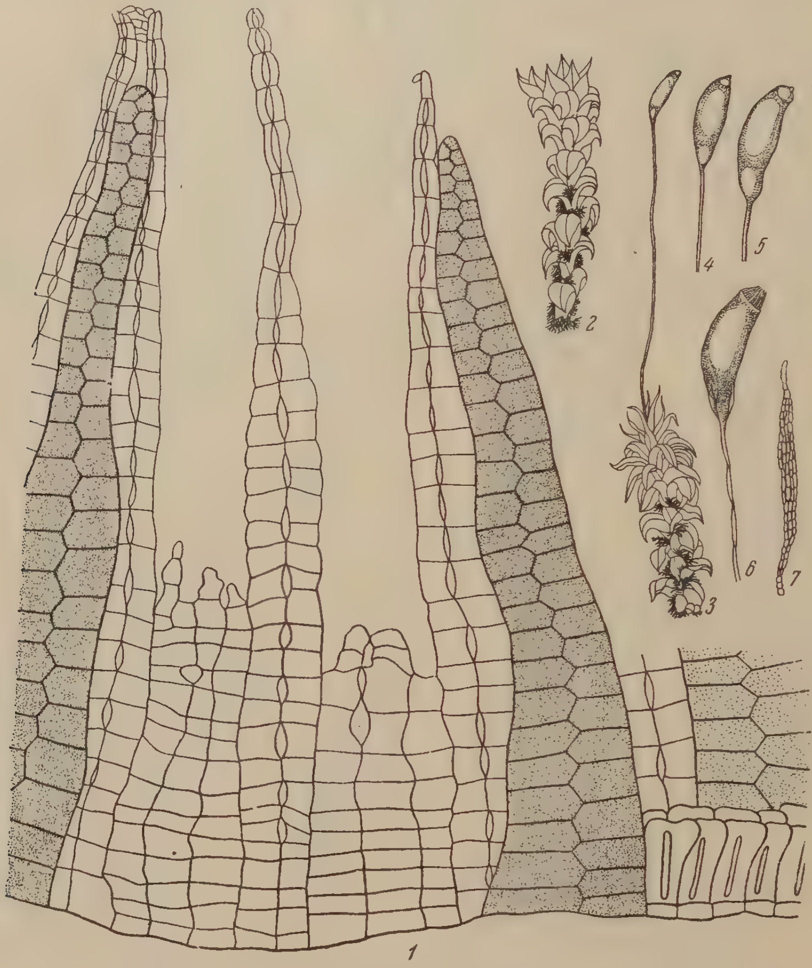


Рис. 7. *Paludella squarrosa* (Hedw.) Brid.
1 — часть перистома; *2* — андроцей; *3* — верхушка стебля с перихецием и коробочкой; *4* — молодая коробочка; *5* — зрелая коробочка; *6* — открытая коробочка; *7* — листовидная парафиза. (*1* — ориг.; *2*—*7* — по «Bryol. europ.»).

ширном отечественном материале. Были обнаружены перихециальные листья с раздвоенной верхушкой, соответственно верхушке раздваивалась и жилка. Обе верхушки по краям имели нормально развитую зубчатость. Жилка раздваивалась значительно раньше пластинки листа, примерно на $^1/_3$ длины листа, а пластинка — начиная с $^2/_3$ длины (рис. 3, *5*). Другое явление аномалии касалось парафиз, окружающих оплодотворенный архегоний. Обычно парафизы нитевидные, из одного ряда клеток, но имеются парафизы с двумя и бо́льшим числом рядов клеток (на это уже указыва-

лось в «Bryologia europaea», 1836—1851, стр. 2, фиг. 20 и 21) и у Лимприхта (Limpricht, 1895, стр. 501), так что парафизы принимают вид листовидных (рис. 5, *4*; 7, *7*). У парафиз, окружающих антеридии, такого рода явление не наблюдалось. Часто брюшко архегония сильно вытягивается и вздувается или сильно расширяется, делается плоским в виде лопаточки (рис. 5, *5*). О явлениях такого рода у водных мхов говорит Эльсманн (Elssmann, 1923, 66). Неоднократно наблюдалось атавистическое увеличение числа спорогонов (до двух) в одном перихеции. Не всегда оба спорогона одинаково развиты, иногда один более слабый, с маленькой коробочкой, тонкой ножкой, обвивающейся вокруг нормального спорогона. Как явление этого же порядка можно рассматривать наличие спорогонов с прямой коробочкой.

ЭКОЛОГИЯ

Paludella squarrosa — циркумполярный вид северного полушария. Растет на низинных, переходных и ключевых болотах. Местонахождения этого вида в основном приурочены к открытым заболоченным пространствам, но заходит он и в затененные места, как об этом свидетельствуют сборы среди кустарников в Хибинах (З. Н. Смирнова), на Полярном Урале (Городков, 1932, стр. 53), на Алтае (Никитина, 1927). В лесной зоне вид встречается преимущественно на открытых необлесенных болотах. О том, что в своем генезисе *P. squarrosa*, повидимому, тоже была связана с освещенными местообитаниями, говорит не только ее современная приуроченность, но и некоторые анатомо-морфологические особенности в ее строении. Мамиллозность листьев, сосредоточенная главным образом на выпуклом отгибе листа, вероятно, отражает условия произрастания в прошлом и может быть истолкована как приспособление к рассеиванию прямых солнечных лучей. Болота Арктики, лесной зоны и гор являются местами интенсивной инсоляции, где растительность подвергается временами сильному иссушению в поверхностном горизонте. В свете этого понятными становятся ксероморфные черты в строении такого типичного гигрофита, как *P. squarrosa*. Противоречие в строении и в условиях произрастания позволили Лёске (по: Amann, 1928, стр. 5) называть ее гигрофильным ксерофитом.

Вопросу роли мамилл и папилл в жизни мхов посвящен ряд работ, в которых одновременно с попытками выяснить их значение, предприняты попытки объяснить их происхождение. Результаты этих работ таковы: на основании изучения видов мхов, обладающих папиллами и мамиллами, в условиях водной культуры, Лёске (Loeske, 1926) пришел к выводу, что мхи водной культуры имеют более гладкие листья. Застров (Zastrow, 1934) утверждает, что в водных культурах были получены экземпляры *P. squarrosa* с гладкими листьями и вообще сильно отличающиеся по форме от экземпляров в естественных условиях. На основании этих данных можно прийти к заключению, что, во-первых, *P. squarrosa* — весьма пластичный вид и мамиллозность листьев не является устойчивым признаком и, во-вторых, что по своему происхождению этот вид нельзя рассматривать как гигрофит. Скорее можно бы подумать, что на болотах он поселился с недавних времен и не успел еще утратить своих ксероморфных признаков. Однако изучение материала, собранного из разных мест, в разнообразных экологических условиях, не подтверждает эти выводы. Тщательное исследование погруженных растений и сравнение их с растениями полуводного обитания не обнаружило каких-либо различий в строении. Чтобы показать, насколько отличались условия местообитаний просмотренных

образцов, остановлюсь на некоторых описаниях. В долине р. Комо, в Заангарье, «мхи *Drepanocladus vernicosus*, *Camptothecium nitens* (=*Tomenthypnum nitens*) и, кроме того, еще *Paludella squarrosa*, особенно последняя, входят в воду и ускоряют процесс заторфовывания старицы» (Боровиков, 1913, стр. 64—65). Сходное местообитание описано в Охотско-Амурском крае, по реке Чаме (Криштофович, 1913). В Амурской области (Кузенева, Прохоров, n° 279) *P. squarrosa* собрана под наледью; в сборах Щеголева (27 IV 1903) из Якутской области и района — с кочек под водой. Этот вид нередко растет на местах, периодически затапливаемых (притеррасовые болота) и обычно встречается в более обводненных, топких частях болот. Любопытным случаем является произрастание *P. squarrosa* (по сборам В. П. Савича) в теплых источниках Камчатки, температура воды которых равнялась 28—30°. Другое крайнее по температурным условиям местонахождение выявляется по сборам Левитского — *P. squarrosa* была собрана в воде холодного ключа у Бомнакской метеорологической станции. Нередко вид приурочен к ключевым источникам, для которых характерна низкая температура воды. Промежуточными в отношении температурного режима являются болота. Таким образом, мы можем говорить о широкой амплитуде *P. squarrosa* в отношении температурных условий и условий увлажнения местообитаний. На просмотренных экземплярах не удалось обнаружить изменения в характере мамиллозности листьев, точно так же промеры и анализ других признаков показал их большую устойчивость. Консервативность вида подтверждается постоянством признаков на всем обширном ареале и отсутствием разновидностей и экологических форм. Гигрофильная *P. squarrosa* (Amann, 1912) имеет склонность селиться при гидрофильных условиях. Она принимает участие в образовании сплавин на озерах и реках, на бугристых торфяниках растет в понижениях между кочками. Необходимость для *P. squarrosa* высокой влажности местообитания обусловливает исчезновение ее из растительного покрова болот при осушении их. Это отмечали Петров (1912), Диксон и Джемсон (Dixon and Jameson, 1924), Леске (1925). Другая, более общая причина сокращения ее ареала, что известно и для *Meesia triquetra*, заключается в естественной эволюции болотной растительности в силу ухудшения солевого питания и изменения условий увлажнения. Кац (1944) говорит об общем сокращении ареала у таких видов, как *P. squarrosa*, *M. triquetra*, на основании исследования их северной границы в пределах Сибири. Шафнагель (*Szafnagiel*, 1908) в своем описании болот Белорусско-Литовской возвышенности указывает на присутствие *P. squarrosa* в залежах торфа под Варшавой и одновременно отмечает большую редкость этого вида в современном растительном покрове. Для *P. squarrosa* характерно произрастание на торфянистой почве, пропитанной водой. В формировании почвы она принимает непосредственное участие. Только в первый период зарастания водоемов растение селится на подстилающем субстрате, впоследствии влияние этого горизонта сказывается только через солевой режим грунтовых вод. Периодическое затопление местообитаний *P. squarrosa* осуществляется редко, и поэтому заиливание ее дернин наблюдается единично. Зеров (1934) отмечает, что на олиготрофных сфагновых болотах Украины нет *P. squarrosa*, *Meesia*, *Helodium Blandowii*. Как известно, произрастание этих мхов на сфагновых олиготрофных болотах вовсе не характерно и является остаточным — они вытесняются другими мхами. Котилайнен (Kotilainen, 1933) определяет *P. squarrosa* как евтрофный мох. Переход от грунтового питания болот к атмосферному приводит к ухудшению солевого режима торфянистой почвы и вместе с тем к вытеснению *P. squarrosa* из болотных ценозов. Реакцию почвы

в местах произрастания этого вида Аманн (Amann, 1912) определяет как нейтральную. По Апинису и Лацису (Apinis a. Lacis, 1934—1935), pH равняется 5.0—8.5 (Meioeuryonic). Данные других авторов (Дояренко, 1926; Brenner, 1930; Kotilainen, 1933), не расходятся с данными Апиниса и соответствуют результатам, полученным в водных культурах. Застров (Zastrow, 1934) указывает, что, по ее наблюдениям, добавление кислой соли действует на мох отрицательно, тогда как известь переносится сравнительно хорошо.

Роль *P. squarrosa* в болотных ценозах велика, но не во всех из них одинакова. Она выступает как эдификатор или доминант в ряде случаев на низинных и ключевых болотах, в меньшей степени это относится к переходным болотам. На верховых болотах она встречается редко. Большое участие принимает *P. squarrosa* в начальных стадиях зарастания озер, стариц рек, ручьев и на притеррасовых болотах, где выступает в качестве основного торфообразователя. Несомненна ее роль как эдификатора ключевых и висячих болот, особенно в горах и в предгорьях. Для низинных болот равнин отмечается ее приуроченность к выходам подземных ключей. В Финляндии нередко, по Варену (Waren, 1924—1929), она принадлежит к числу довольно важных торфообразователей. В пределах СССР местами отмечен *Paludella* — торф — «гипновый» торф при большом содержании остатков *P. squarrosa*. В качестве сопутствующих ей видов можно привести следующие: на низинных болотах — *Calliergon giganteum*, *C. turgescens*, *C. stramineum*, *Drepanocladus aduncus*, *Dr. exannulatus*, *Dr. fluitans*, *Dr. intermedius*, *Dr. Sendtneri*, *Dr. vernicosus*, *Tomenthypnum nitens*, *Campylium stellatum*, *Meesia triquetra*, *Sphagnum Warnstorfii*, *Sph. teres*, *Sph. obtusum*, *Aulacomnium palustre*, *Au. turgidum*; на ключевых болотах — *Philonotis fontana*, *Helodium Blandowii*, *Tomenthypnum nitens*, *Drepanocladus vernicosus*, *Calliergon giganteum*, *C. stramineum*, *Calliergonella cuspidata*, *Bryum pseudotriquetrum*, *Climacium dendroides*, *Aulacomnium palustre*, *Sphagnum Warnstorfii*, *Sph. teres*, *Sph. angustifolium*, *Sph. acutifolium*, реже *Meesia triquetra*; на переходных болотах — *Drepanocladus Sendtneri*, *Calliergon cordifolium*, *Helodium Blandowii*, *Sphagnum Lindbergii*, *Sph. centrale*, *Sph. palustre*; роль видов рода *Drepanocladus* и *Calliergon* здесь заметно снижается; на верховых болотах — со *Sphagnum fuscum*, *Sph. acutifolium*.

Paludella squarrosa по экологическим и фитоценотическим условиям местообитаний — вид широкой экологической амплитуды, с той характерной особенностью, что ему почти не свойственна анатомо-морфологическая реакция на изменение условий произрастания. В основном это вид евтрофно-«гипновых» и мезотрофно-сфагновых болот, ключевого и грунтового питания. Только в условиях горных висячих болот отмечено атмосферное питание за счет конденсации водяных паров на вершинах гор (Генкель и Осташева, 1933, стр. 249).

ГЕОГРАФИЯ

Распространение в СССР. Аркт.: Аркт. Евр. (много местонахождений, о. Колгуев), Н. Зем. (о. Вайгач, Н. Земля); Аркт. Сиб. (Большеземельская тундра, Полярный и Северный Урал, Ямал, басс. нижн. Оби, Тазовая губа, низовье Енисея, Таймыр), Чук. (Уэллен, залив Провидения); Европ. ч.: Кар.-Лапл., Дв.-Печ., Прибалт., Лад.-Ильм., Верх.-Волж., Волж.-Кам., Верх.-Днепр., Сред.-Днепр. (Винницкая обл., в окрестностях г. Литина), Волж.-Дон. (Тульская обл.), Верх.-Днестр. (р. Самбор), Урал; Кавказ: Предкавк. (бассейн р. Теберды);

Зап. Сиб.: Обск., Алт.; Вост. Сиб.: Енис., Лен.-Кол., Анг.-Саян., Даур.; Дальн. Восток: Камч., Охот., Зее-Бур., Уссур., Сах. (Рис. 8).

Общее распространение. Аркт. (Шпицберген, Медвежий остров, Гренландия), Исл., Сканд., Ср. Евр. (Польша, Чехословакия, Германия, Австрия, Швейцария), Атл. Евр. (Великобритания, Нидерланды, Бельгия, Франция), Сев. Амер. (Канада и США). (Рис. 9).

По особенностям распространения и экологической приуроченности *P. squarrosa* обнаруживает очень много общего с *Meesia triquetra*. Разница в ареале заключается, в основном, только в том, что северная граница *P. squarrosa* в пределах Азии и Северной Америки по сравнению с *M. triquetra* несколько отодвинута к югу.

При всем анатомо-морфологическом своеобразии монотипного рода *Paludella* нужно думать, что у него есть и нечто общее с одним из видов олиготипного рода *Meesia*. Однако несомненно и то, что сходство в ареалах и в условиях местообитания у этих двух видов носит во многом, конвергентный характер. Причину этого явления, видимо, нужно искать не в том отдаленном родстве, которое их связывает, а в сходной истории. Это позволяет говорить, что *P. squarrosa* и *M. triquetra* по современному распространению являются циркумполярными, арктобореальными видами; в экологическом отношении оба являются континентальными видами, а в генетическом, вероятно, связаны с Ангарским материком. В условиях горной страны с расчлененным рельефом и довольно умеренным, но весьма разнородным климатом формирование их пошло по разным линиям развития. Это получило свое отражение не только в глубоко различных чертах анатомо-морфологического строения, но и при сходстве местообитания — в разных способах приспособления к ним. Значительно варьирующий в разных условиях местообитания род *Meesia* у истоков своего возникновения, подобно *Paludella*, был обеднен видами.

Известная специализация *Paludella squarrosa*, выраженная отчасти в мамиллозности листьев, носила прогрессивный характер. Четкая выраженность и постоянство признаков удерживаются на всем ареале. Несколько варьирует только высота дернинок в зависимости от степени угнетения при недостатке влаги. Приуроченный вначале к горно-болотным ценозам, повидимому, предгорий и субальпийского пояса резко континентальной страны вид с успехом мог расширить свой ареал. При современном широком распространении от Арктики до лесостепи, степи и гор Центральной Азии и Центральной Европы, трудно говорить о приуроченности *P. squarrosa* к горным или равнинным местообитаниям. Чаще она встречается на равнинных болотах Евразии.

Северная граница этого вида проходит, судя по гербарным и литературным данным, следующим образом: в Гренландии, примерно, до 70° с. ш.; не указана для Северо-Американского архипелага, на Шпицбергене — около 80°; во всей Норвегии и Швеции. Для СССР: по всему Кольскому полуострову, на Новой Земле около 73° с. ш., Ямал; на Енисее до 71°; на Таймырском полуострове 73°, на Лене до 68°, на Чукотском полуострове 68°. Южная граница менее характерна, в основном, по горным системам Евразии. В горы, особенно южные, *P. squarrosa* поднимается значительно выше *Meesia triquetra*: так, в Норвегии до 900 м над ур. м.; в Швеции до 1000 м над ур. м.; в горах Западной Европы, главным образом в Альпах, до 2000 м над ур. м. (Amann, 1933, стр. 117), для Алтая указывается 2650 м над ур. м.; в Бурят-Монголии для альпийского пояса (Тюлина, 1948).

Как для *Paludella squarrosa*, так и для других видов этого семейства трудно решить вопрос о высотном пределе их распространения, так как

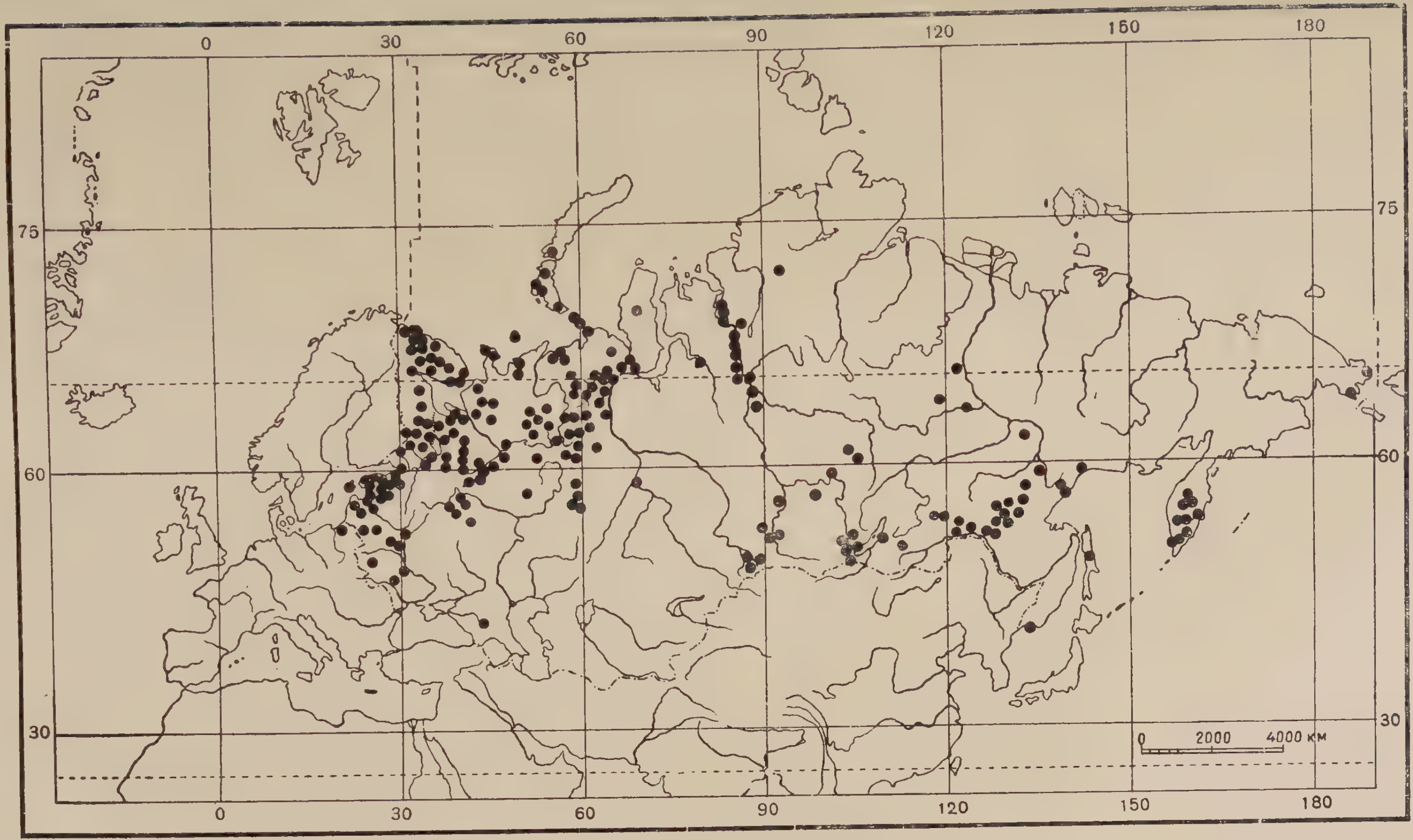


Рис. 8. Распространение в СССР *Paludella squarrosa* (Hedw.) Brid.

он связан с высотным положением подходящих для них местообитаний и во многом зависит от истории страны. Вид в основном приурочен к областям и с холодным и бореальным климатом. Захождение его в Европе в области с умеренно теплым климатом (Herzog, 1926) представляет собой реликтовые местонахождения, связанные с ледниковым временем. В пределах Европейской части СССР; вдоль его границы, имеется ряд местонахождений, оторванных от общего ареала; их тоже следует рассматривать как реликтовые. Наиболее интересные из них следующие: окрестности Москвы; Тульская обл., близ Епифани; Волынская обл., Луцкий район; Винницкая обл. по р. Згар и у г. Литина; Киевская обл. по р. Ирпень.

Paludella squarrosa — голарктический вид, широко представленный в Евразии и Северной Америке. Указание К. Мюллера (C. Müller, 1849) о нахождении *P. squarrosa* в южной Африке, вероятно, ошибочно, так как не подтвердилось другими сборами. Также рассматривает это указание и Кабирш (Kabiersch, 1937).

Подсемейство AMBLYODONTOIDEAE (Lindb.) A. Abr.

Род 2. **Amblyodon** Palis.-Beauv.[1]

Palis.-Beauv. Prodr. Les mousses (1805) 33, emend. Br. et. Sch. 10 (1841). — *Meesia* Hedw. Sp. musc. (1801). — [*Bryum* Dicks. Crypt. fasc. II (1790)].

Род *Amblyodon* Palis.-Beauv. (1805) тождествен роду *Meesia* Hedw. (1801), с той лишь разницей, что кроме видов, признанных Гедвигом, он включает и *Cinclidium stygium*. Оба автора под одним родовым названием произвольно объединяют представителей разных родов. Вебер и Мор (Weber et Mohr, 1804, стр. 177) делят род *Meesia* на два. Старое название они оставляют за *M. uliginosa* и *M. dealbata* (*Amblyodon dealbatus*), а *M. longiseta* Hedw. получает новое родовое название — *Diplocomium*; таким образом, искусственно разбивается естественный род *Meesia*. Функ (Funck, 1820) и Бридель (Bridel, 1827) присоединяют к роду *Diplocomium* еще *Diplocomium hexastichum* (*Meesia hexasticha*). Восстанавливают род *Amblydon* авторы «Bryologia europaea». Род *Diplocomium* они соединяют с родом *Meesia* Hedw., выделяя из последнего *M. dealbata*, которой возвращают прежнее родовое название Пализо-Бовуа (Palisot.-Beauvois, 1805), и дают полное обоснование роду в таком понимании.

Дернинки не высокие, рыхлые, переплетенные у основания бородавчатым ризоидным войлоком. Стебель чаще кустисто ветвистый, листья не низбегающие, прямоотстоящие, сухие — прижатые, нежные. Клетки листа гладкие, рыхло расположенные, крупные, тонкостенные, вверху листа удлиненно-ромбические, зеленые, в основании — удлиненно-прямоугольные, прозрачные. Жилка кончается перед верхушкой листа. Разнодомный. Перихециальные листья не отличаются от стеблевых. Ножка длинная. Коробочка удлиненно-грушевидная, с длинной прямой шейкой, равной длине урночки или длиннее ее, слабо согнутая или наклоненная, с узким устьем. Экзотеций кожистый, темнобурый. В области шейки устьица и ассимиляционная ткань. Перистом двойной; наружный короче внутреннего в два раза, зубцы его из широкого основания посте-

[1] Название от amblys — тупой и odous — зубец, вследствие тупых зубцов наружного перистома.

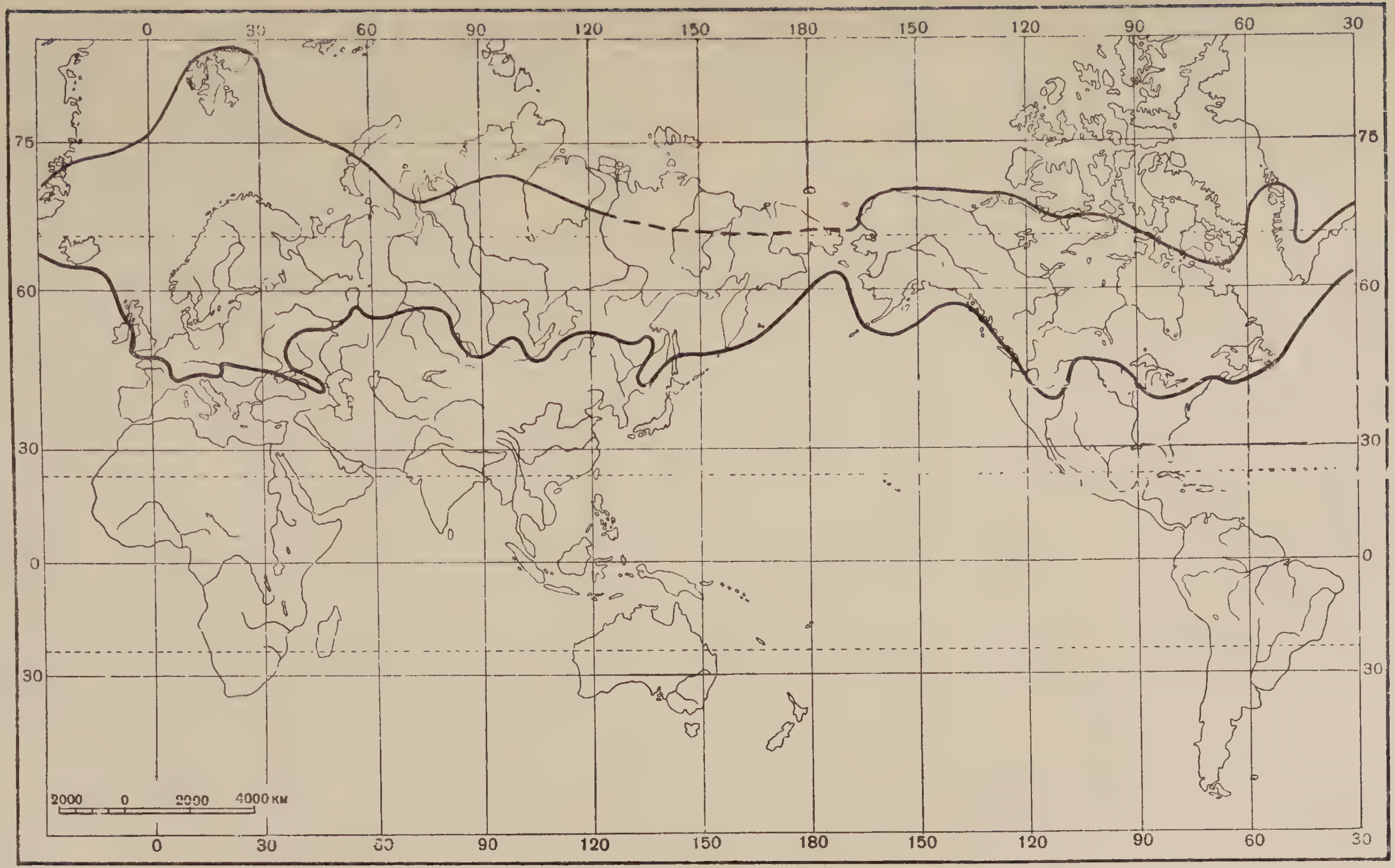


Рис. 9. Ареал *Paludella squarrosa* (Hedw.) Brid.

пенно суживающиеся, тупые; внутренний перистом на низкой нежной перепонке с длинными линейно-шиловидными, щелевидно продырявленными отростками, в верхней части сливающимися друг с другом. Споры крупные, грубо бородавчатые, оливково-бурые.

Монотипный альпийский род северного полушария (с незначительным захождением в равнинную часть), отсутствует в Арктике.

1. **Amblyodon dealbatus** (Hedw.) Palis.-Beauv. Prodr. Les mousses (1805) 41; Jens. C. Skand. Bladmossfl. (1939) 64. — *Meesia dealbata* Hedw. Sp. musc. (1801) 174; Grout, Moss-Fl. North Amer. II, 3 (1935) 181. — *Amblyodon dealbatus* Palis.-Beauv. l. c.; Broth. Enumer. musc. Caucasi (1892) 33; Warnst. in Hedwigia, 54 (1913) 71; Broth. Laubm. Fennosk. (1923) 343; Broth. in Engler Natür. Pflanzenfam. 10 (1924) 444; Malta in Acta Horti Botan. univ. Latv. 5 (1930) 132; Лазар. Визн. лист. мох. УСРР (1936) 173; Möller, Meesiaceae in Ark. f. Botan. 28A, 4 (1936) 54; Gams, Kryptogamenfl. Mitteleur. (1950) 126; Лазар. Опред. листв. мхов БССР (1951) 251. — *Meesia Macounii* Austin. in Bull. Torr. bot. Club, V (1878) 22.

Icon.: Hedw. l. c. tab. 41, fig. 6—9; Bryol. eur IV (1836—1851) tab. 1 (307); Husnot, Muscol, Gall. I (1884—1890) tab. 72; Limpr. Laubm. in Rabenh. Krypt.-Fl. IV, 2 (1895) tab. 307; Roth, Europ, Laubm. II (1905) tab. 23, fig. 1a-g; Warnst. Laubm. Brandb. II (1906) 599, fig. 1; Broth. l. c. tab. 60A—D; Jens. Danmarksmoss. II (1923) tab. 20—21; Broth. l. c. tab 389; Dix. et Jam. Stud. Handb. Brit. moss. (1924) tab. 37D; Mönkem. Laubm. Europ. in Rabenh. Krypt.-Fl. (1927) tab. 117d; Grout, l. c. tab. 63.

Exs.: Broth. Musci Fenn. exc., n° 219; Girg. Laubm. Liv. Ehst.-Kurl. n° 197; Girg. Laubm Russ. Ostsee-Prov. n° 106; Mikut. Bryoth. Balt. n° 441.

Дернинки 0.5—3.5 см высоты, бледнозеленые, слабо блестящие. Стебель низкий, ветвистый, 5-рядно облиственный, с ризоидным войлоком у основания. Листья удлиненно-яйцевидные до эллиптически-ланцетных, коротко заостренные, плоскокрайние, в верхней части с тупыми зубцами, 1—4 мм длины и 0.4—0.9 мм ширины, слабо желобчатые, не низбегающие. Жилка желтая, исчезает перед верхушкой листа, часто там раздваиваясь; спинные и брюшные клетки в жилке слабо отграничены от остальных. Клетки пластинки листа крупные, тонкостенные; в середине листа 46—124 μ длины и 21.7—37 μ ширины, удлиненно-ромбические и ромбически-шестисторонние; в основании листа клетки 124—403 μ длины и 15.5—31 μ ширины. Разнодомный (на одном и том же растении ♀+♂+⚥). Перихециальные листья и перигониальные листья отличаются от стеблевых незначительно, лишь размерами. Ножка 1.5—4.5 см длины, пурпурная, тонкая, извитая. Коробочка удлиненно-грушевидная, с длинной прямой шейкой, слабо наклоненная, 2—4.5 мм длины и 1—1.5 мм ширины, светлобурая, после созревания темнобурая, с узким устьем. Колечко простое, из одного ряда клеток. Наружный перистом широкий, с нежной, почти прямой срединной линией, нежно папиллозно штриховатый, короче внутреннего в два раза. Внутренний — бледножелтый, тонко папиллозный, отростки его линейно-шиловидные, щелевидно продырявленные, внизу часто разорванные, вверху благодаря боковым придаткам соединенные. Крышечка тупо коническая. Колпачок клобуковидный, маленький, вначале слабо вздутый, опадающий. Споры оливково-бурые (в массе ржавого цвета), грубо бородавчатые, очень крупные, 35—45 μ. Созревает в VI, VII. Описан из Германии. (Рис. 10—13).

ОПИСАНИЕ

Морфология гаметофита. Растение образует рыхлые, светлозеленые, слабо блестящие низкие дерновинки, растущие рассеянно, никогда не занимающие больших площадей. Стебельки вильчато или кустисто разветвленные, соединены лишь внизу бородавчатым ризоидным войлоком. В пазухах верхних листьев имеются бесцветные булавовидные волоски, часто ножки их окрашены антоцианом, верхушечные же клетки бесцветные, удлиненно-булавовидные (рис. 10, *5*). Листорасположение пятирядное, в верхней части стебля более скученное, в нижней — более рыхлое. Листья прямо отстоящие, сухие — прижатые к стеблю и сморщенные, не низбегающие, слабо желобчатые. Форма их варьирует от эллиптически-яйцевидной до удлиненно-ланцетной (рис. 10, *1*). Верхушка листа коротко заостренная. Верхние листья крупнее нижних, языковидно заостренные. Край листа плоский, в верхней части с тупыми удаленными зубчиками от выступающих краевых клеток (рис. 11, *1*). Растение разнодомное: андроцей и гинецей то на разных побегах, то на одном и том же. Андроцей дисковидно-почковидный. Антеридии многочисленные, с желтыми булавовидными парафизами, верхушечная клетка последних вздутая (рис. 12, *2*). Перигониальные листья значительно мельче перихециальных, перихециальные языковидные, с вытянутой верхушкой (рис. 12, *1*).

Морфология спорофита. Спорогоны верхушечные, по одному из перихеция. Ножка спорогона длинная, довольно тонкая, слабо закрученная, пурпурная. Основание ножки погружено в ткань гаметофита и окружено влагальцем. Вверху она переходит в длинную прямую шейку. Коробочка довольно крупная, удлиненно-грушевидная, слабо согнутая и наклоненная, молодая — зеленая, при созревании вначале желто-бурая, затем темнобурая, с узким, как бы стянутым устьем (рис. 12, *3*). Коробочка с тупой короткой конической крышечкой, которая сбрасывается с помощью мелкоклеточного, однорядного колечка; последнее частично отрывается при отпадении крышечки, но не сворачивается. Молодая коробочка прикрыта маленьким, слегка вздутым колпачком, впоследствии он приобретает капюшоновидную форму и быстро спадает. Растение однолетнее.

Анатомия гаметофита. На поперечном разрезе стебель неясно пятигранный, иногда как бы тупо трехсторонний, от некоторых наружных клеток отходят ризоиды (рис. 13, *1*). Стебель состоит из плохо выраженных и слабо отграниченных друг от друга тканей. Лишь снаружи идет однослойный, хорошо сформированный гиалодермис, за ним следует слабо выраженная кора из крупных клеток со слабо утолщенными стенками, окрашенными в бурый цвет. Но кора даже в виде одного слоя не на всем протяжении стебля хорошо заметна, часто сливаясь с рыхлой тонкостенной основной тканью, незаметно переходит в нее. Основная ткань тоже часто незаметно переходит в очень маленький центральный пучок, состоящий из более мелких клеток слабо выраженных гидроидов. Отсутствие хорошо развитой склеренхимной части в стебле, а также и центрального пучка обусловливается, видимо, незначительными размерами стебля. Механическая функция его сведена на нет, проводящую же выполняет весь стебель. Кроме того, особая структура наружных стенок гиалодермиса помогает быстро всасывать воду и удерживать ее в стебле при подсыхании. Оболочка их очень тонкая, при подсыхании тургор клетки теряется, наружная тонкая оболочка впячивается внутрь. Этот механизм уменьшает испарение. Варнсторф (Warnstorf, 1906, стр. 576) в диагнозе

вида ошибочно указывает на наличие большого бурого центрального пучка, отграниченного от основной ткани гадромным влагалищем (защитным влагалищем). На самом деле последнее имеется только в ножке *A. dealbatus*. Другой же характерный признак — наличие гиалодермиса — Варнсторф, а также Лимприхт (Limpricht, 1895, стр. 503) и Рот (Roth, 1905, стр. 206) в диагнозе упускают. Листья мягкие, не низбегающие. Клетки листовой пластинки тонкостенные, вверху зеленые, шестисторонние, ромбические (рис. 11, *1—3*), внизу бледные, удлиненно-прямоугольные (рис. 11, *4*). Жилка далеко не доходит до верхушки листа, как правило, раздваивается на конце (рис. 10, *1*; 11, *5*, *6*), книзу расширяется, в области основания выступает на спинной стороне листа. На поперечном разрезе листа клетки пластинки округло-квадратные, тонкостенные, с гладкой клеточной оболочкой (рис. 10, *2—4*); клетки жилки образованы одним рядом брюшных, одним рядом спинных тонкостенных клеток и немногочисленными толстостенными стереидными клетками между ними (рис. 10, *4*). Варнсторф (Warnstorf, 1906, стр. 567) характеризует все клетки жилки как одинаковые и тонкостенные, отмечая лишь уменьшение размера и утолщение оболочки у спинных и внутренних клеток в верхней части листа. В действительности же все клетки жилки в верхней части листа значительно мельче, чем в основании, где все клетки жилки почти равны клеткам пластинки листа. Соотношение же клеточных оболочек остается таким же, как указывалось мною выше.

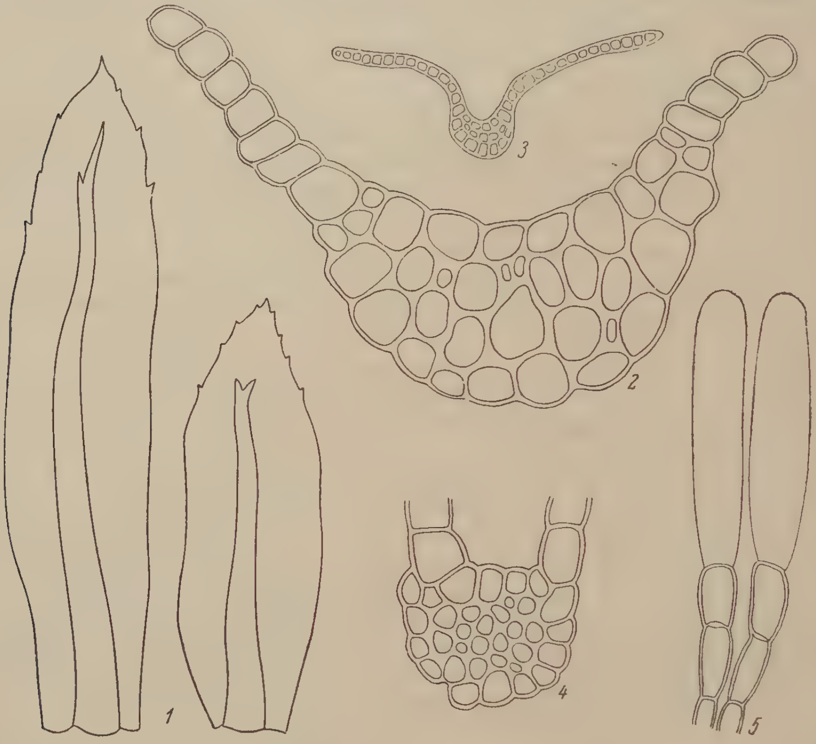


Рис. 10. *Amblyodon dealbatus* (Hedw.) Palis.-Beauv. *1* — листья; *2* — поперечный разрез листа в нижней части; *3* — поперечный разрез листа в верхней части (мал. увел.); *4* — часть поперечного разреза листа в верхней части; *5* — булавовидные волоски. (Ориг.).

Анатомия спорофита. Ткани ножки выражены яснее, чем ткани стебля (рис. 13, *2*). На поперечном разрезе мы видим хорошо

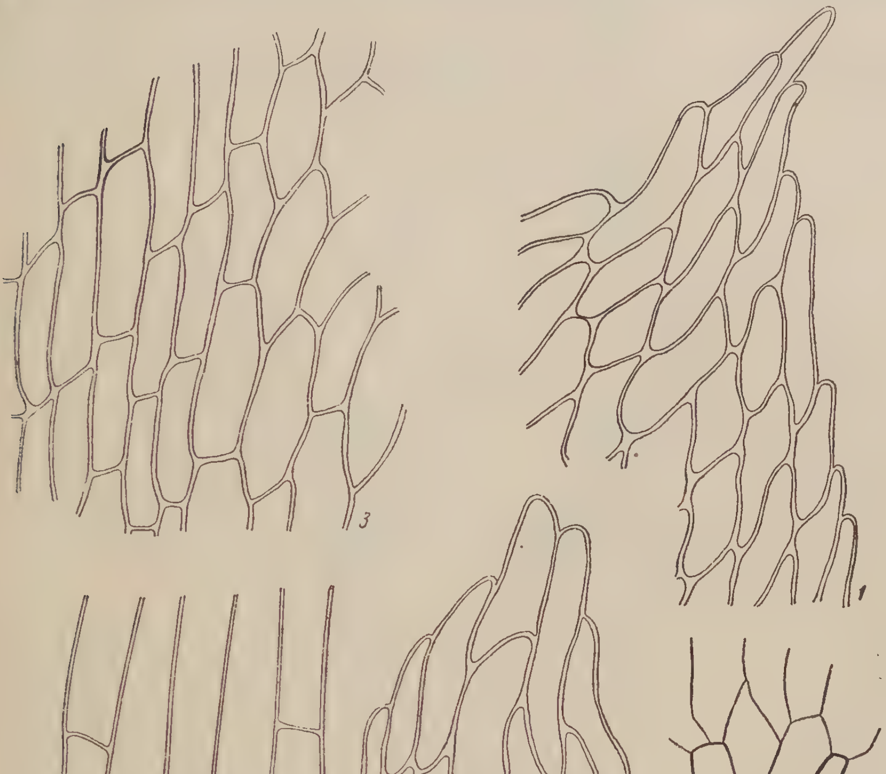


Рис. 11. *Amblyodon dealbatus* (Hedw.) Palis.-Beauv. *1*, *2* — верхушки листа; *3* — клетки середины листа; *4* — клетки основания листа; *5*, *6* — окончания жилки. (Ориг.).

отграниченную 2—3-слойную кору из мелких толстостенных клеток, за ней расположена основная ткань, образованная крупными тонкостенными клетками. Отграничена основная ткань от центрального пучка одно-

рядным кольцом из толстостенных клеток — гадромным влагалищем. Центральный пучок — гадром — состоит из типичных гидроидных клеток. Гадромное влагалище предохраняет центральный пучок от сдавливания. В ножке совершенно отсутствует гиалодермис, так хорошо развитый в стебле. В области шейки имеется хорошо развитая ассимиляционная ткань и устьица. Устьица многочисленные, поверхностные, овальные,

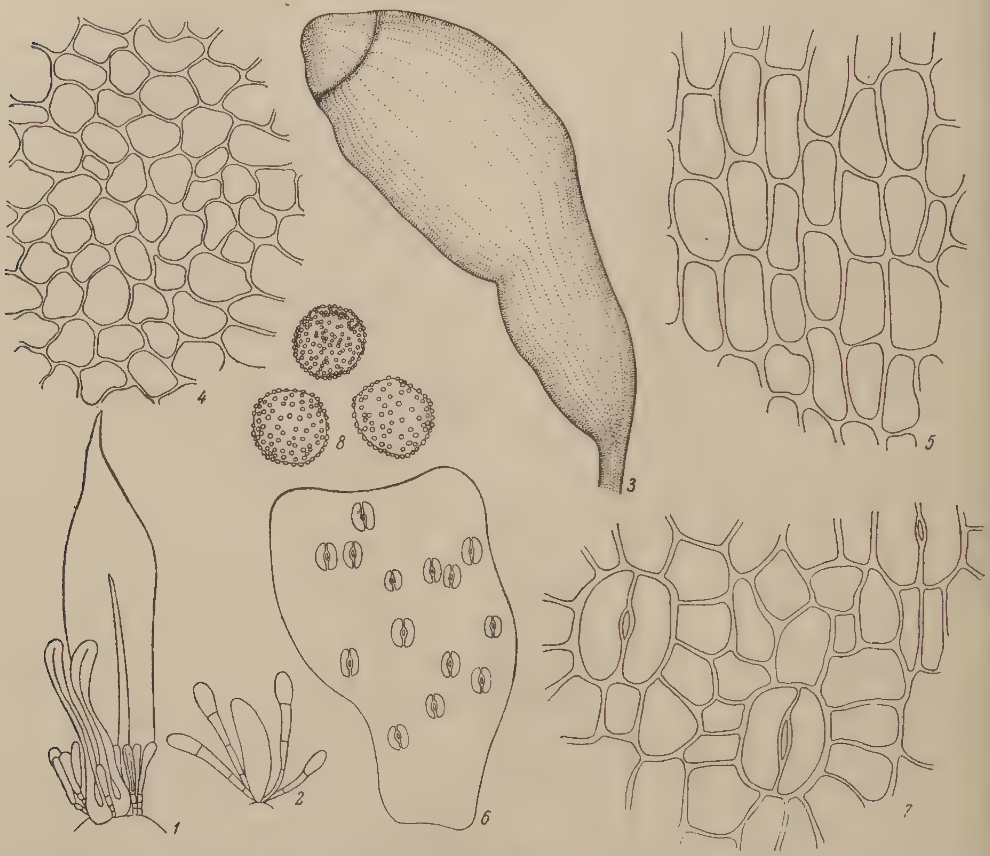


Рис. 12. *Amblyodon dealbatus* (Hedw.) Palis.-Beauv. *1* — перихециальный лист и архегонии; *2* — антеридий с парафизами; *3* — закрытая коробочка; *4* — клетки экзотеция с брюшной стороны; *5* — клетки экзотеция со спинной стороны; *6* — расположение устьиц на шейке коробочки (мал. увел.); *7* — устьица; *8* — споры. (Ориг.).

0.06 мм; щель у них узкая, длинная (рис. 12, *7*); расположены они на шейке неправильными рядами (рис. 12, *6*). Экзотеций кожистый, клетки его с брюшной стороны коробочки равно многоугольные, утолщенные в углах (рис. 12, *4*), ближе к устью клетки с сильно утолщенными поперечными стенками. Со спинной стороны коробочки клетки удлиненно-прямоугольные, с довольно толстыми стенками (рис. 12, *5*). Споровый мешок отделен от стенок коробочки воздушной полостью, водоносная ткань развита. Колечко из одного ряда клеток, разрывающееся при отпадении крышечки. Перистом двойной, прикрепляется близ устья. Зубцы наружного перистома в числе 16, чаще вдвое короче отростков внутреннего, из широкого сливающегося основания, постепенно суживающиеся, тупые, желтые, тонко штриховато-папиллозные, с почти прямой нежной срединной ли-

нией и с 12—14 мощными пластиночками. Основная перепонка внутреннего перистома низкая, нежная, светложелтая, с длинными, линейно-

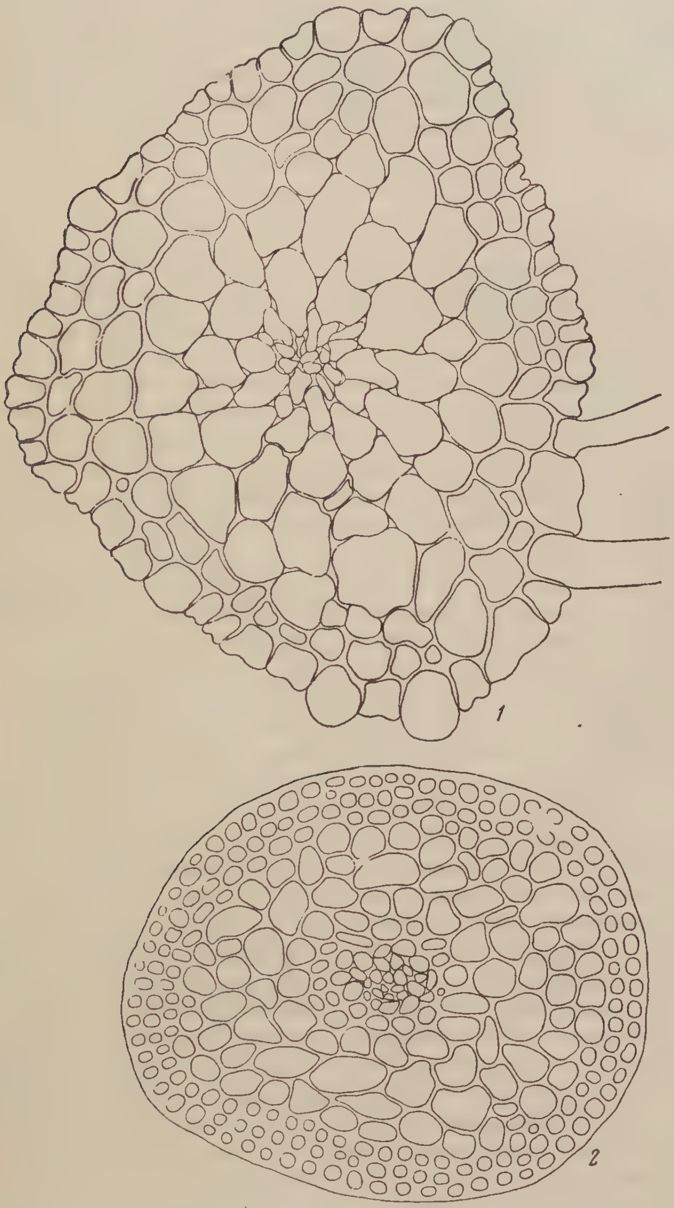


Рис. 13. *Amblyodon dealbatus* (Hedw.) Palis.-Beauv. *1* — поперечный разрез стебля; *2* — поперечный разрез ножки. (Ориг.).

шиловидными, щелевидно продырявленными отростками, часто благодаря наличию боковых придатков сливающимися друг с другом; нередко в нижней части отростки по срединной линии совершенно расщепленные — зияющие. Реснички отсутствуют. Споры очень крупные, округлые, олив-

ково-бурые, грубо бородавчатые. Варнсторф (Warnstorf, 1906, стр. 577) указывает, что споры «тетраэдрические, густо папиллозные». Это определение неверно, форма спор округлая, а скульптура экзины грубо бородавчатая (рис. 12, *8*). При помещении спор в воду часто отваливаются «бородавочки», которые можно видеть плавающими в виде круглых коричневых зернышек. Наличие этих темно окрашенных бородавочек и придает спорам при малом увеличении ржаво-бурую окраску, при большом же увеличении мы видим, что оболочка спор — экзина — более светлой окраски.

ГЕОГРАФИЯ И ЭКОЛОГИЯ

Распространение в СССР. Европ. ч.: Кар.-Лапл. (Тивдия), Прибалт. (Эстонская ССР, Латвийская ССР, Литовская ССР, Калининград. обл.). Лад.-Ильм. (Ленингр. обл., порог Ново-Ивановский; Псковская обл., р. Великая), Верх.-Днепр. (оз. Нароч в р-не Спягла), Верх.-Днестр. (в р-не Львова); Кавказ.: Предкавк. (г. Казбеги), Вост. Закавк. (р. Терек; Юго-Осетинская АО, местность Эрмани, р. Б. Лиахва; Грузинская ССР: басс. р. Куры, басс. р. Арагвы, Картли-Атенское ущелье), Даг. (Дагестанская АССР, р. Иланхеви, гора Богас); Зап. Сиб.: Алт. (Горно-Алтайский р-н, в долине р. Чум., в долине р. Карагема, притока р. Аргута); Вост. Сиб.: Даур. (Забайкалье); Ср. Азия: Пам.-Ал. (Западный Памир), Тянь-Шань (Кунгей Ала-Тау). (Рис. 14).

Общее распространение. Аркт., Исл., Сканд. (Финляндия — южная, Швеция, Норвегия, Дания), Ср. Евр. (Польша, Германия, Венгрия, Австрия, Швейцария), Атл. Евр. (Великобритания Эйре, Франция), Средиз. (Испания — Сиерра-Невада), Иран, Сев. Амер. (Канада, США, чаще в горах). (Рис. 15).

Растет на влажных торфянистых лугах, на известняковых и гипсовых влажных скалах, на песчаной и глинистой почве обнажений, на торфянистых обнажениях по краям ям, берегам озер, ключей; чаще в горах, в равнинной области редко и рассеянно.

Ареал *A. dealbatus* наводит на мысль, что этот вид в основном связан с горными условиями существования. В этом еще больше убеждаешься после знакомства с распространением его в пределах СССР. Тем не менее ряд местонахождений, прежде всего в Прибалтике, не укладывается в такое представление. Предварительно несколько подробнее рассмотрим имеющийся материал об общем распространении этого вида. *A. dealbatus* — голарктический вид с дизъюнктивным ареалом. Условно можно выделить североамериканский ареал, кавказско-центральноазиатский и исландско-западноевропейский, в каждом из них горные системы составляют как бы ядро. В Северной Америке он распространен от Аляски до Новой Шотландии и Гаспе, к югу в Скалистых Горах до Колорадо, приводится для штата Висконсин и Нью-Фаундленда. Как и на протяжении всего ареала, он здесь встречается рассеянно, преимущественно в субальпийском и альпийском поясах гор и редок на равнине. На западе североамериканского континента он доходит до 70° с. ш. и в восточной части — до 50° с. ш., что характеризует его северную границу, самое южное местонахождение в штате Колорадо, около 35 ° с. ш., примерно на той же широте проходит его южная граница в Евразии. В Центральной Азии он приурочен к горам Алтая, Памира, Тянь-Шаня, к гористым местностям Забайкалья — самое восточное его местонахождение 115° в. д. На Кавказе, в Юго-Осетии он встречается на высоте до 2400 м над ур. м., в Дагестане Рупрехт собрал его на высоте 2470 м над ур. м. Для равнин Азии этот вид не указан. *A. dealbatus* приводится для северной Исландии,

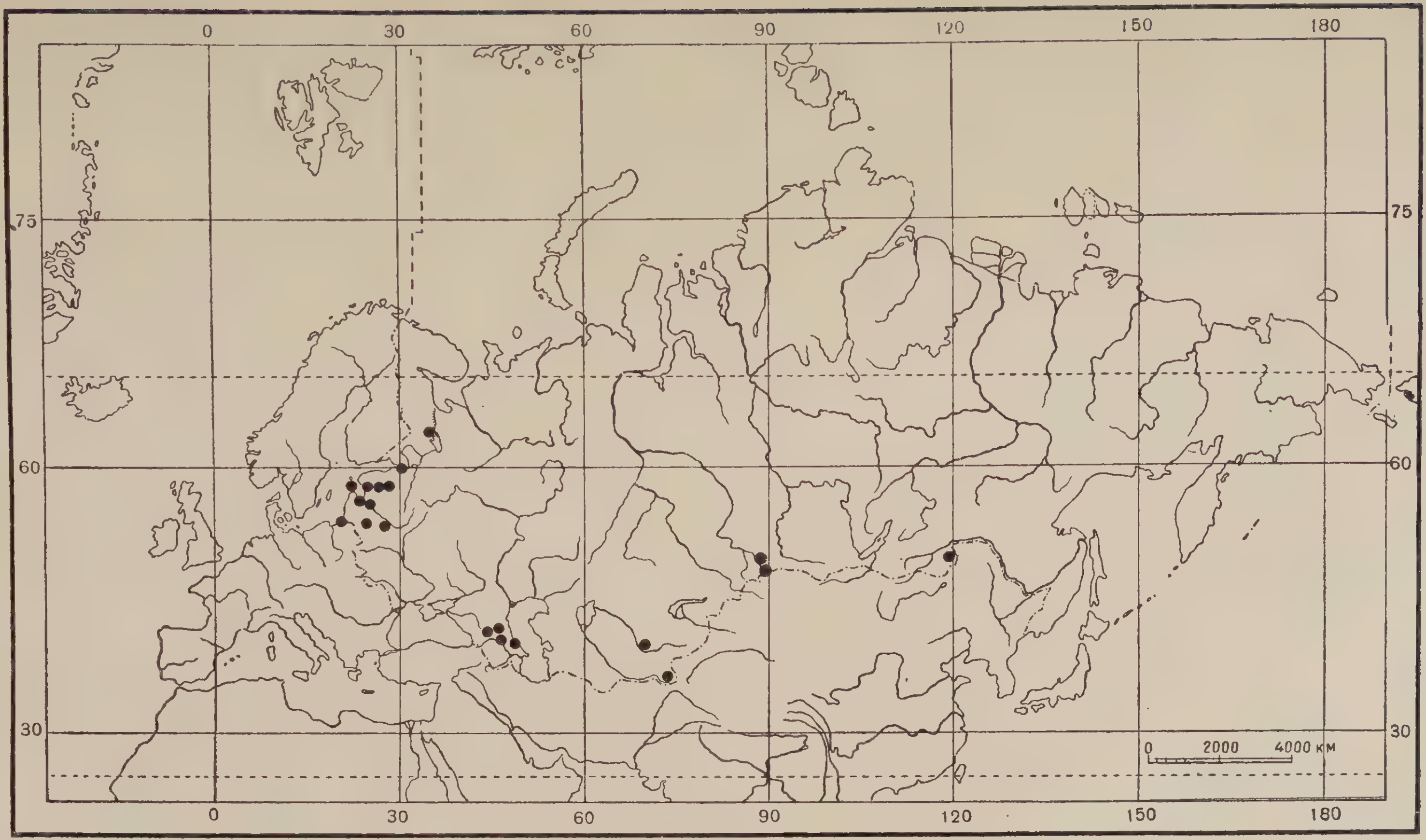


Рис. 14. Распространение *Amblyodon dealbatus* (Hedw.) Palis.-Beauv. в СССР.

Ирландии и Англии. В Норвегии он чаще встречается в восточных районах, где поднимается от уровня моря в горы, заходит в зону березняков и выше до 700—800 м над ур. м., в западной части почти совершенно отсутствует, на севере доходит до 70° с. ш., самый северный пункт его распространения в Скандинавии. Указан для южной части Швеции: Торне Лапмарк у 68°20′ с. ш., на территории Финляндии в Аландии и затем с большим перерывом в Куусамо. Был собран в Дании, на Пиренеях, в Альпах до высоты 2650 м над ур. м., на Карпатах, в Татрах и в Испании в горах Сиерра-Невада. Для нас особый интерес представляет то, что кроме гор и предгорий он встречается и на Европейской равнине. В СССР известен из Онежской Карелии, Ленинградской области (окр. Ленинграда), из Псковской области, отмечен на западе Прибалтики и южнее, на Белорусско-Литовской возвышенности. Следовательно, мы имеем перед собой вид, который растет как в горах, так (хотя и реже) и на равнине. Встает вопрос о том, с какими — горными или равнинными условиями он генетически связан и какие из них вторичные. Следуя Герцогу (Herzog, 1926, стр. 127), на этот вопрос можно ответить просто, считая этот вид аркто-альпийским. На самом деле такое толкование неубедительно, не только потому, что далеко на север он проникает по меридионально вытянутым горным цепям Европы и Америки, но местонахождения его в высоких широтах незначительны и приурочены обычно к нетипичным арктическим условиям. В этом отдает себе отчет и Герцог, указывая дальше, что *A. dealbatus* довольно часто встречается в альпийском поясе на моренных отложениях и сходных субстратах. В список характерных арктических видов *A. dealbatus* у него не включен.

В пользу того, что этот вид сформировался в суровых жизненных условиях, говорит его биология. Это единственный однолетний мох в рассматриваемом семействе. Видимо, здесь нужно искать причину его значительного морфологического сходства в строении гаметофита с представителями семейства *Funariaceae*. Только сами по себе эти причины сходства разного порядка. В одном случае (*Funariaceae*) такое строение гаметофита является приспособлением к ксеротермическим условиям существования и к эфемерному образу жизни, в другом случае (*A. dealbatus*) — приспособлением к горным условиям, поскольку собственно в Арктике этот вид не встречается.

Равнинная часть его ареала характеризуется более мягкими экологическими условиями и к тому же, что касается Карелии, Прибалтики и значительной территории юго-западной Европы, более молодого происхождения. О древности этого монотипного рода свидетельствует его обособленное положение среди других родов, диффузный характер ареала и, больше того, постоянство анатомо-морфологических признаков и отсутствие новых формообразований.

Даже в мозаичных условиях гор он селится всегда на определенных местах, и экологическая амплитуда его не очень широка. Обычно он произрастает на открытых местах, так что в световом отношении примыкает к группе гелиофитов, однако известны местонахождения его и на затененных известняковых скалах (Северная Америка, штат Миннесота). Образцы оттуда описаны как *A. dealbatus* var. *americanus* Ren. et Card. in Bull. Herb. Boiss. 4 (1896) 13. «Мелкие растения, стебель около 1 см высоты, листья несколько более остропильчатые. Шейка коробочки почти такой же длины, как и урночка. Зубцы перистома часто более тонко заостренные, отростки длиннее, до 0.3 мм, папиллозные, иногда узловатые наверху». Местообитание — затененные известняковые скалы. Граут (Grout, 1935) пишет, что изученные им образцы с этих мест отличаются

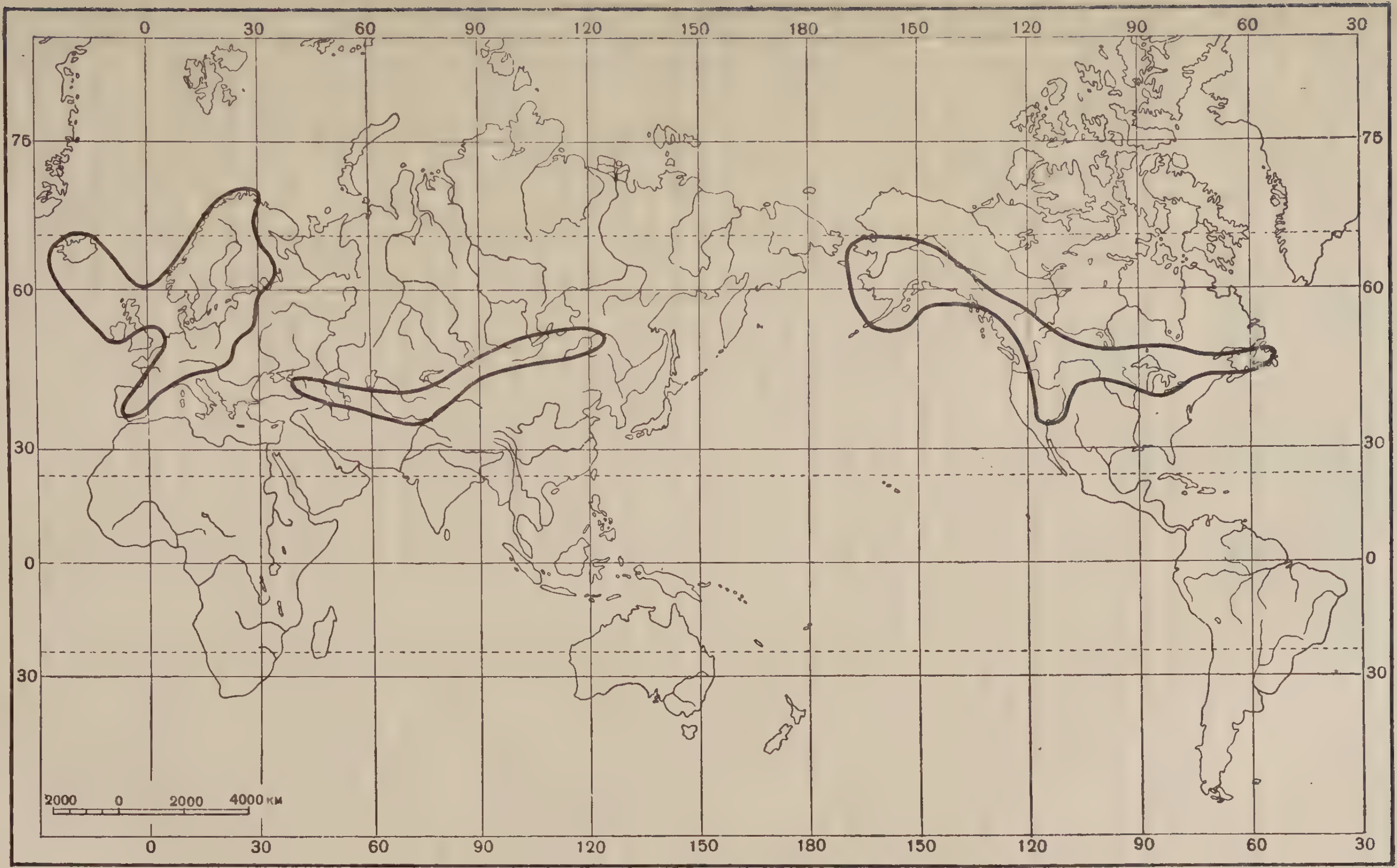


Рис. 15. Ареал *Amblyodon dealbatus* (Hedw.) Palis.-Beauv.

большой изменчивостью в строении зубцов перистома, однако признает указанную разновидность. К этому можно добавить лишь то, что экземпляры из Западной Европы и с Кавказа обнаружили ряд тех же отклонений, что и var. *americanus*. Отклонения эти колеблются в пределах диагноза вида, обнаруживая зависимость от экологических условий, а размер коробочки — иногда и от возраста, и не являются достаточно выраженными. Признак папиллозности внутренних зубцов перистома мною введен как диагностический, так как был выявлен на всех просмотренных экземплярах.

Исходя из высказанных соображений *A. dealbatus* можно считать альпийским элементом, генетически связанным с евразиатско-американскими горными поднятиями. Распространение в Европейской равнине, очевидно, ближайшее следствие ледникового периода, как продвижение к северу вслед за отступающим ледником. В качестве путей миграции можно предполагать моренные отложения. Впоследствии для расселения могли служить иные сходные местообитания, лишенные сомкнутого растительного покрова и увлажненные. Сравним, насколько это согласуется с экологией вида. Постоянная и обязательная влажность местообитания, будь то увлажненные скалы, торфянистые луга, болота, обнажения торфянистых почв, позволяют причислить этот вид к группе гигрофитов. Его нежные листья способны к ассимиляции только в условиях постоянной и избыточной влажности, при подсыхании они вскоре сморщиваются. В характере местопроизрастания определяющим являются почва и условия увлажнения, т. е. эдафические условия. Обычно он встречается на обнажениях, субстрат которых может быть довольно разнообразным: на равнине это преимущественно торфяно-глинистые и песчаные обнажения, заболоченные доломитовые ямы, края рвов, берега озер, в горах — влажные, известняковые и гипсовые скалы, чаще же у ключей на торфянистой почве (Кавказ). Судя по просмотренным гербарным материалам и на основании литературных источников, почвы местопроизрастаний *A. dealbatus* преимущественно богаты известью, во всяком случае в подстилающем горизонте, тогда как поверхностный слой нередко бывает торфянистым, так что реакция почвы скорее нейтральная, чем щелочная. Аманн (Amann, 1912) относит этот вид к группе растений, «предпочитающих известь». Однако Апинис (Апинис и Лацис, II, 1935) определяет pH для *A. dealbatus* в пределах 5.6—7.1, рассматривая реакцию почвы как повышенно-кислотно-нейтральную — «hypoacidoneutrophilous». Возможно, что это определение верно только для Прибалтики, да и то в случае произрастания на переходных болотах. Специфическая приуроченность к обнажениям и редкая встречаемость вида определяют его незначительную роль в ценозах. В качестве сопутствующих ему могут быть отмечены следующие виды. В Исландии он примешан к *Distichium capillaceum*, *Ditrichum flexicaule*, *Myurella julacea*; в Польше встречается вместе с *Timmia megapolitana*, *Fissidens adianthoides*, в Германии — с *Philonotis calcarea*, *Cratoneurum commutatum*, а южнее — с *Eucladium verticillatum*; в Татрах — с *Meesia uliginosa* var. *angustifolia*, *Distichium capillaceum*, *Bryum pallens* и *Timmia bavarica*; во Франции — с *Meesia uliginosa*; на Кавказе — с *Cratoneurum filicinum* и в Юго-Осетии — с *Campylium stellatum*. Часто растет чистыми небольшими дернинками. Итак, экологическая амплитуда у вида не широка: в основном он приспособлен к горным местообитаниям, но и там чаще к влажным, свободным от растений местам, в равнине же преимущественно на обнаженных почвах и реже на болотах, что, вероятно, связано с его слабой конкурентной способностью однолетнего вида. Питающие воды в основном ключевые,

богатые минеральными солями. Группировки, в которых встречается *A. dealbatus*, евтрофно-мезотрофного типа, а в олиготрофных, на верховых болотах, только в тех случаях, когда среди них вкраплены пятна зеленомошников (по данным Микутовича для Прибалтики).

Подсемейство MEESIOIDEAE Lindb.

Род 3. **Meesia** Hedw.

Hedw. Sp. Musc. (1801) 173. — *Amblyodon* Palis.-Beauv. Prodr. Les mousses (1805) 33. — *Diplocomium* Web. et Mohr It. suec. (1804) — [*Bryi* sp. Dill 1741; *Mnii* sp. Linn. 1753; *Hypnii* sp. Web. 1778; *Weberae* sp. Hedw. 1781, *Meesia* Hedw, 1782].

Род *Meesia* назван Гедвигом (Hedwig, II, 1782, стр. 97) в честь голландского садовника Давида Меезе (David Meese), открывшего антеридии у *Polytrichum* и в 1670 г. написавшего фризскую флору. Для благозвучия Гедвиг пишет *Meesia*, это написание оставляют авторы «Bryol. europ.», а также и некоторые другие. Ранее виды этого рода включались то в род *Bryum*, то в род *Mnium*, то в род *Hypnum*.[1]

Дерновинки высокие, чаще мощные, стройные и густые, темнозеленые до желто-буро-зеленых, внутри и внизу бурые до черных, особенно у *M. triquetra* (Hedw.) Aongstr., переплетенные бурым ризоидным войлоком, некоторые слабо блестящие. Стебель удаленно облиственный, простой или кустисто разветвленный; на поперечном разрезе от трехгранного до многоугольно-округлого, с центральным пучком, рыхлой основной тканью, корой из толстостенных клеток и гиалодермисом. Листья равной величины или вверх немного крупнее, прямо отстоящие до растопыренно отстоящих, более или менее сбегающие, овально-ланцетные до яйцевидно-ланцетных, ланцетных и линейно-ланцетных, тупые или заостренные, чаще цельнокрайние. Жилка к основанию расширяющаяся, вверху чаще перед кончиком листа исчезающая. Клетки вверху листа мелкие, большей частью коротко прямоугольные или квадратные толстостенные, зеленые, в основании листа удлиненно-прямоугольные, более тонкостенные и бесцветные; все клетки листа гладкие. Перихециальные листья крупнее, длиннее стеблевых, перигониальные иной формы. Ножка спорогона длинная, тонкая, извитая. Коробочка из прямой длинной шейки, согнутая, булавовидно-грушевидная, кожистая, с устьицами и ассимиляционной тканью в области шейки, после созревания бурая. Крышечка маленькая, тупо коническая или выпуклая, с толстой бородавочкой на верхушке. Перистом двойной. Внешний много короче внутреннего, нежный, с короткими тупыми закругленными зубцами, более или менее между собой связанными. Основная перепонка внутреннего перистома очень низкая, однако немного ниже зубцов внешнего перистома, отростки ее в 2—4 раза длиннее зубцов внешнего перистома, узко линейные. Наверху отростки часто соединены боковыми придатками. Реснички короткие или рудиментарные, продолжаются по обе стороны отростков, как ряды утолщений-узлов или палочек, связанных между собой очень нежной, прозрачной, не утолщенной стенкой внутреннего слоя перистома, которая образует как бы сетчатую пленку, быстро разрушающуюся. Споры папиллозные, крупные.

---

[1] Дальнейшую историю рода *Meesia* см. в соответствующем разделе рода *Amblyodon* (стр. 412).

Небольшой род, в основном представленный в северном полушарии — в его аркто-бореальной зоне и горах. Для южного полушария имеются только немногочисленные указания.

Из 11 видов, описанных к настоящему времени, для СССР указано 5, из них *M. tschuctschica* не может быть признан самостоятельным видом.

ТАБЛИЦА ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ

1. Листья с плоскими краями, далеко низбегающие, жилка кончается в верхушке листа или выступает. Кора стебля 3—6-слойная. Ножка до 10 см длины. Продолжение ресничек внутреннего перистома в виде узлов. (Секц. **Triquetrae** A. Abr.) . . . . 2.
— Листья с цельными, завернутыми до верхушки краями, слабо низбегающие, жилка кончается чаще перед верхушкой листа, не выступает. Кора стебля 1—2-слойная (иногда не выражена). Ножка 4—8 см, продолжение ресничек внутреннего перистома в виде палочек. (Секц. **Uliginosae** A. Abr.) . . . . 3.
2. Листья 3-рядные, оттопыренно назад отогнутые, килеватые, зубчатые. Кора стебля 3—6-слойная. Двудомный. Клетки экзотеция с брюшной стороны сильно треугольно утолщенные . . . . 1. **Meesia triquetra** (Hook. et Tayl.) Aongstr.
— Листья 6—8-рядные, прямо отстоящие, слабо килеватые, цельнокрайние или только на верхушке слегка зубчатые, иногда один край слабо завернут. Кора стебля 3—4-слойная. Обоеполый. Клетки экзотеция с брюшной стороны слабо утолщены в углах (не треугольно) . . . . 2. **Meesia longiseta** Hedw.
3. Листья 8-рядные, прямо отстоящие, не низбегающие, желобчатые, языковидные (чаще с закругленной верхушкой), жилка кончается перед верхушкой листа, к основанию расширяется ($^2/_3$ основания), клетки основания пластинки листа вытянутые. Кора стебля однослойная, иногда не выражена. Многодомный. Зубцы внешнего перистома желтые, разделенные . . . . . 3. **Meesia uliginosa** Hedw.
— Листья 5-рядные, отстоящие, сбегающие, удлиненно-ланцентные, остроконечные, жилка исчезает в верхушке листа, не широкая, клетки основания пластинки листа коротко прямоугольные. Кора 1—2-слойная. Однодомный. Зубцы внешнего перистома бледные, нежные, не разделенные . . 4. **Meesia hexasticha** (Funck) Moenkem.

1. **Meesia triquetra** (Hook. et Tayl.) Aongstr. in Nov. Act. Soc. Upsal. XII (1844) 357; Jens. C. Skand. Bladmossfl. (1939) 62. — *Bryum triquetrum* Hook. et Tayl. Musc. brit. ed. 1 (1818) 28. — *Diplocomium tristichum* Funck, Moos-Tasch. (1820) 43. — *D. longisetum* Brid. Bryol. univ. II (1827) 68. — *Meesia tristicha* Br. et Sch. Br. eur. fasc. 10, Mon. (1841) 8. — *Meesia triquetra* Aongstr. l. c.; Еленк., Флора мхов Средн. России (1909) 146; Warnst. in Hedwigia, 54 (1913—1914) 72; Поле в Тр. бот. сада, 33, 1 (1915) 54—55; Arnell in Ark. f. Botan. 15, 5 (1917) 52; Broth. Laubm. Fennosk. (1923) 345; Broth. in Engler, Natür. Pflanzenfam. 10 (1924) 444; Malta in Acta Horti Botan. Univ. Latw. 5 (1930) 132; Möller, Meesiaceae in Ark. f. Botan. 28 A, 4 (1936) 68; Лазар. в Бот. журн. АН УРСР, II, 1 (1941) 74; Kabiersch in Hedwigia, 77, (1937) 133.

Icon.: Funck, l. c. tab. 27 ex p.; Bryol. eur. IV (1836—1851) tab. 4 (311); Husnot, Muscol. Gall. I (1884—1890) tab. 72; Limpricht, Laubmoose in Rabenh. Krypt.-Fl. IV (1895) tab. 308A et 308B; Roth, Europ. Laubm. II (1905) tab. 23, fig. 2a-d; Warnst. Laubm. Brandenb. II (1906) 580, fig.

6; Jens. Danmarks moss. II (1923) tab. 21; Broth. l. c. tab. 389 G—J; Mönkem. Laubm. Europ. in Rabenh. Krypt.-Fl. (1927) tab. 117b; Lorch, Anatom. Laubm. (1931) tab. 35 et 72C; Лазар. Визначн. лист. мох. УРСР (1936) табл. 94—95; Gams, Kryptogfl. Mitteleur. (1950) tab. 127, fig. 5; Лазар. Опр. листв. мхов БССР (1951) табл. 100—101.

Exs.: Broth. Bryoth. Fenn. n° 54a, b; Broth. Musci Fenn. exs. n° 410; Girg. Laubm. Liv.-Ehst. Kurl. n° 196; Girg. Laubm. Russ. Ostsee-Prov. n° 85; Mikut. Bryoth. Balt. n° 442; Torka, Bryoth. Posnan. n° 71.

Дернинки часто 10—15 см высоты, желто-зеленые или темнозеленые до бурых, книзу большей частью чернеющие, довольно плотные, жесткие, нередко обширные. Стебель высокий, прямой, с 1—2 побегами возобновления или простой, равномерно 3-рядно облиственный, с бурым бородавчатым ризоидным войлоком. На поперечном разрезе стебель трехгранный, кора 3—6-слойная. Листья из прямого, далеко сбегающего полувлагалищного, широко овально-яйцевидного основания, ланцетные, с узкой, килеватой, назад отогнутой верхушкой, с плоским краем, зубчатые, 2.5—3.5 мм длины и 1—1.5 мм ширины. Жилка очень мощная, чаще исчезает в верхушке листа, иногда выбегающая, не гомогенная (два ряда брюшных клеток, один — спинных, внутренние стереидные). Клетки пластинки листа вверху мелкие, квадратные, коротко прямоугольные и неравно многоугольные, 12.4—18.6 μ ширины и 15.5—31 μ длины; в основании листа тонкостенные, удлиненно-прямоугольные, бесцветные, 15.5—24.8 μ. ширины и 46—108 μ длины. Двудомный. Перихециальные листья прямоотстоящие, много крупнее стеблевых, длиннее и уже, верхушка их шиловидная, 5—7 мм длины и 1—1.5 мм ширины, по краю волнистые, чаще цельнокрайние. Перигониальные листья из широко яйцевидного вогнутого основания коротко узко заостренные, по краю зубчатые. Ножка красная, прямая, сухая, закрученная, 8—10 см высоты. Спорогоны чаще одиночные. Коробочка удлиненно-грушевидная, с длинной, почти достигающей длины урночки шейкой, сухая, довольно сильно согнутая, 5—6 мм длины и 1.5—2 мм толщины, желто-бурая, после созревания красно-бурая, экзотеций кожистый. Крышечка короткая, тупо коническая, с бородавочкой. Кольцо 2-рядное, не скручивающееся. Клетки экзотеция с брюшной стороны равно многоугольные, в углах сильно треугольно утолщенные. Перистом желтый, наружный 0.15 мм высоты, зубцы его короткие, широкие, тупые, большей частью окаймленные не разделенные, вдоль спинной линии продырявленные, равные только $^{1}/_{4}$ высоты внутренних. Внутренние зубцы линейные, 0.6 мм высоты, на верхушке связанные друг с другом отростками, основная перепонка низкая, 0.04 мм. Реснички продолжаются в виде узлов в неразрушенной стенке внутреннего перистома. Споры желто-бурые, густо папиллозные, 30—46 μ. Созревание в VI—VII. Описан из Европы. (Рис. 16—19).

ОПИСАНИЕ

Морфология гаметофита. Растение образует довольно рыхлые, но грубые, жесткие дернинки, нередко занимающие большие площади, и тогда *M. triquetra* является эдификатором фитоценоза. Дернинки темно и светлозеленого цвета, внутрь и книзу часто чернеющие, до черных. Стебли прямые, под верхушкой с 1—2 рыхло облиственными побегами возобновления, у основания покрыты бурым бородавчатым ризоидным войлоком. В пазухах верхних листьев имеются булавовидные бесцветные волоски, ножка их фиолетовая, многоклеточная, верхняя клетка удлиненно-булавовидная. Стебель облиствен 3-рядно, с удаленно

расположенными листьями. Все листья сильно низбегающие, ланцетные остроконечные, с полуобъемлющим прямым, удлиненно-ланцетным основанием, с плоскими зубчатыми краями, оттопыренно назад отогнутые (рис. 16, *1*). Жилка мощная, хорошо отграниченная, кончается в верхушке

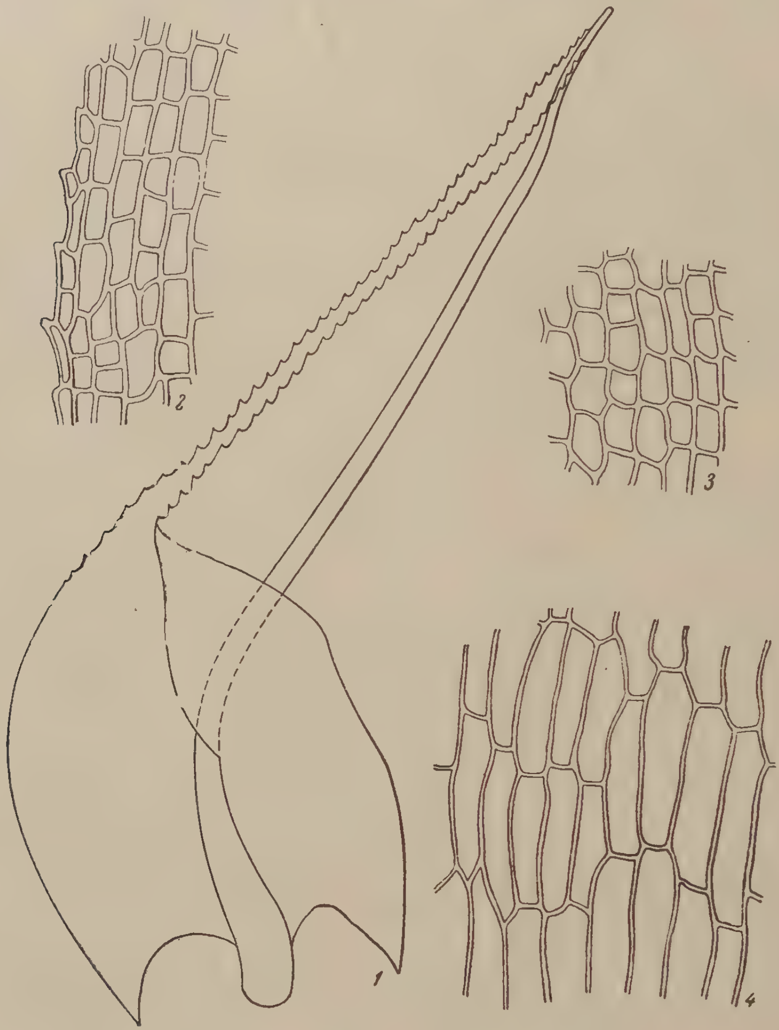


Рис. 16. *Meesia triquetra* (Hook. et Tayl.) Aongstr. *1* — лист; *2* — клетки края листа; *3* — клетки середины листа; *4* — клетки основания листа. (Ориг.).

листа или выступает из нее. Поверхность листа гладкая. Лимприхт (Limpricht, 1895, стр. 515) отмечает зубчатость листа только для разновидности, на эту неточность диагноза указывал уже Рот (Roth, 1905, стр. 211). Верхушечные листья прямоотстоящие. Двудомный. Андроцей верхушечный, открытый, дисковидный, очень крупный, 6-листный. Перигониальные листья из вогнутого, широко овального основания, назад отогнутые, с узкой заостренной зубчатой верхушкой (рис. 17, *3*). Антеридии и булавовидные желтые парафизы в большом количестве (рис. 17, *4*). Гинецей верхушечный, хохолковидный. Перихециальные листья крупнее стебле-

вых, длиннее их и у́же, прямо отстоящие, с цельными волнистыми краями, всегда с выбегающей жилкой, вследствие чего кончик листа шиловидный (рис. 17, *1*). Архегонии и нитевидные парафизы многочисленные (рис. 17, *2*). Растение то обильно спороносящее, то стерильное, это связано с раздельнополостью, именно с тем, что мужские растения не всегда имеются во всех дернинках, что и затрудняет оплодотворение.

Морфология спорофита. Спорогонов обычно по одному из перихеция, но наблюдались случаи аномалии, когда в одном перихеции развиваются два спорогона (Кольский полуостров, мыс Орлов, 20 VII 1889, собр. Чильман; Полярный Урал, 30 VI 1909, собр. В. Н. Сукачев). Вероятно, эти аномалии возникли в Арктике в крайних условиях существования. Ножка длинная, пурпурная, извитая, основание ее окружено цилиндрическим влагальцем. Коробочка удлиненно-грушевидная, с прямой, почти равной длине урночки шейкой (рис. 18, *1*). Молодая коробочка слегка согнутая, сухая сильно согнутая, почти под прямым углом, желто-бурая, после созревания спор красно-бурая, экзотеций кожистый. Крышечка конусовидная, тупая. Колпачок ко времени созревания спадает. Растение многолетнее.

Рис. 17. *Meesia triquetra* (Hook. et Tayl.) Aongstr. *1* — перихециальный лист; *2* — архегонии с парафизами; *3* — перигониальный лист; *4* — антеридии с парафизами. (Ориг.)

Анатомия гаметофита. Стебель на поперечном разрезе остро трехгранный. Снаружи хорошо выраженный гиалодермис, он граничит с 4—6 слоями склеренхимных клеток коры, оболочки которых утолщены и окрашены в соломенно-желтый цвет. Основная ткань бесцветная, хорошо отграничена как от коры, так и от центрального пучка, образована несколькими рядами клеток с большими просветами и тонкими оболочками, слабо утолщенными в углах (рис. 19, *3*). Центральный пучок большой, из гидроидных клеток, окруженный гадромным влагалищем, у старых стеблей центральный пучок желтый (рис. 19, *2*). В верхней части пластинки листа клетки толстостенные, почти квадратные или коротко прямоугольные (рис. 16, *2*, *3*), в основании листа удлиненно-прямоугольные, бесцветные, более тонкостенные (рис. 16, *4*); зубцы по краю листа то доходят почти до основания, то лишь до середины листа. Жилка выступает со спинной стороны листа, к основанию утолщается. Обычно она состоит из 2, редко 3 рядов крупных тонкостенных, с большими просветами брюшных клеток и одного ряда спинных, между ними стереидные клетки с малыми просветами и толстыми оболочками (рис. 19, *1*). Часто к основанию листа количество слоев клеток пластинки, граничащих с жилкой, увеличивается до 2—3.

Анатомия спорофита. Ножка на поперечном разрезе обнаруживает те же ткани, что и стебель, кроме гиалодермиса. Снаружи мелкоклеточная, с красно-бурыми толстыми стенками кора, просветы ее клетки малы, она примыкает к основной ткани, состоящей из крупных тонкостенных рыхло соединенных клеток. От центрального пучка основная ткань отделена гадромным влагалищем, из 1—2 рядов клеток с утолщенными оболочками. Центральный пучок из мелких нежных, с тонкой оболочкой клеток-гидроидов. Ножка *M. triquetra* значительно толще ножки *M. longiseta*. Шейка коробочки прямая, длинная, с большим количеством устьиц, кроме того, в ней же сосредоточена и ассимиляционная ткань. Клетки экзотеция с брюшной стороны коробочки и спинной различаются своей формой и строением. На брюшной стороне коробочки они равно многоугольные, с колленхимными треугольными утолщениями в углах (рис. 18, *2*). Этот признак является характерным видовым признаком *M. triquetra* и легко отличает его от близкого вида *M. longiseta*. На спинной стороне коробочки клетки экзотеция прямоугольные, вытянутые (рис. 18, *3*) Лимприхт (Limpricht, 1895, стр. 512, 516) не указывает никаких различий в строении и форме клеток экзотеция у *M. triquetra*, *M. longiseta* и *M. uliginosa*, ему же следует Рот. Только Варнсторф (Warnstorf, 1906, стр. 579) считает этот признак диагностическим, к чему нельзя не присоединиться. Колечко двурядное, остающееся. Перистом двойной, желтый. Зубцы наружного перистома нежные, широкие, тупые, часто не разделенные, по спинной линии продырявленные, только до $^{1}/_{4}$ высоты отростков внутреннего перистома. Пластинки зубцов наружного перистома с нежными поперечными штрихами. Отростки внутреннего перистома линейные, часто на верхушке соединены друг с другом. Реснички очень короткие, их продолжение в виде узлов в неразрушенной первичной стенке внутреннего перистома (рис. 18, *5*, *6*). Основная перепонка очень низкая. Споры желто-бурые, густо папиллозные, округлые (рис, 18, *4*).

Примечание. *M. triquetra* — вид, довольно широко варьирующий в своих признаках в ответ на изменение условий произрастания. Это послужило поводом для описания многочисленных отклонений от типа в качестве форм разного таксономического значения, вплоть до выделения самостоятельного вида *M. tschuctschica* C. M., который, согласно Кабиршу, следует рассматривать только как форму.

M. triquetra f. **crassifolia** Kabiersch in Hedwigia, 77 (1937) 133. *Meesia tschuctschica* C. M. in Bot. Centralbl. XVI, 4 (1883) 122—123.

Суккулентный облик, крупные клетки с более толстыми стенками. (Рис. 20).

Распространение: Чукотский п-ов (зал. Св. Лаврентия), восточная Гренландия, Аляска.

M. triquetra f. *gigantea* (Sanio) Moenkem. Laubm. Europ. (1927) 572. *M. triquetra* var. *gigantea* Sanio in Hedwigia, 3 (1887) 103.

Плавающая крупная форма. Стебель до 20 см длины. Листья рыхло расположенные, нижние обычной формы, верхние более узкие, более длинно заостренные. Польша (Элк).

M. triquetra f. **timmioides** (Sanio) A. Abr. *M. triquetra* var. *timmioides* Sanio in Hedwigia, 3 (1887) 102.

Exs.: Mikut. Bryoth. Balt. n° 443.

По облику напоминает *Timmia*. Дерновинки очень мощные и жесткие. Листья крупные, из широко яйцевидного основания длинно заостренные. Край листа от основания до верхушки зубчатый. Жилка мощная, волосковидно выступающая. Клетки листа вверху толстостенные,

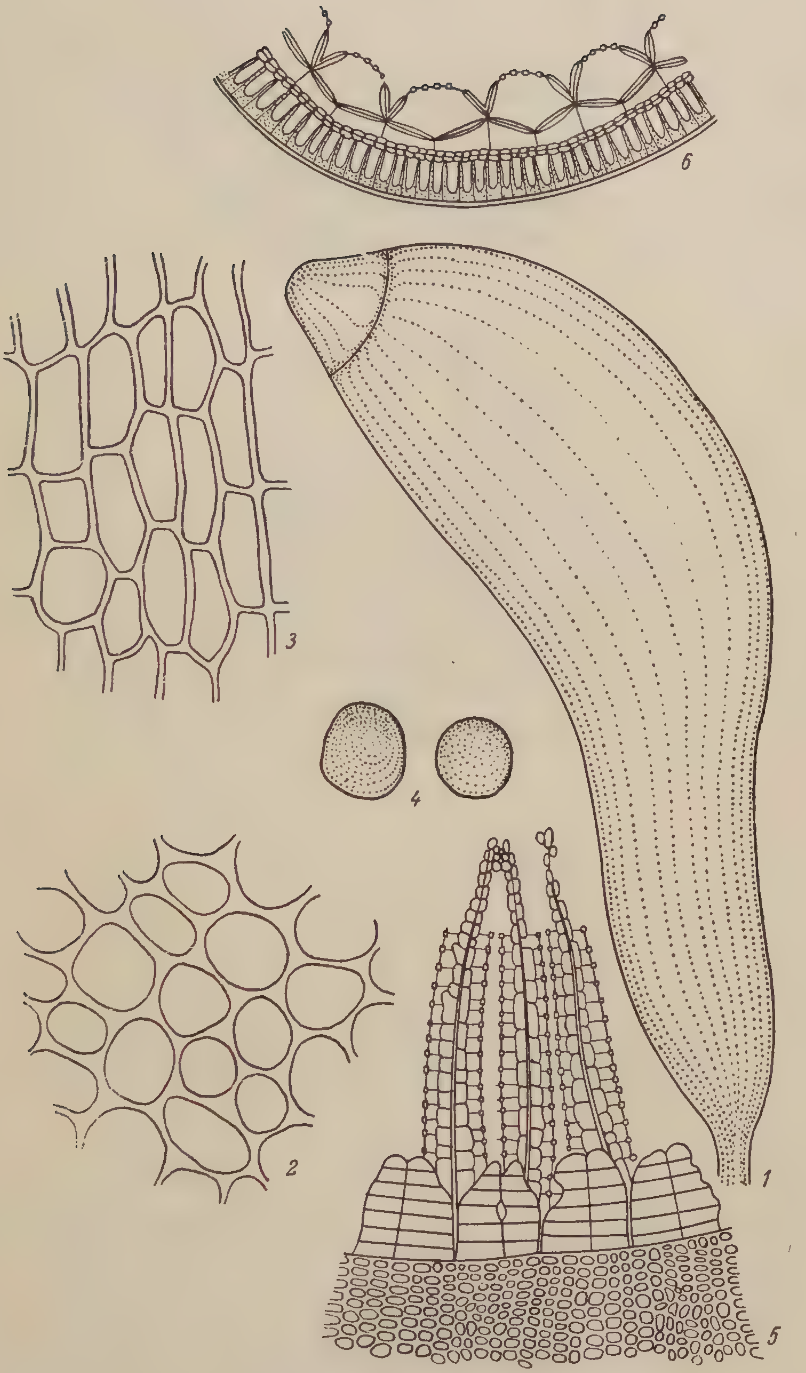


Рис. 18. *Meesia triquetra* (Hook. et Tayl.) Aongstr. *1* — закрытая коробочка; *2* — клетки экзотеция с брюшной стороны коробочки; *3* — клетки экзотеция со спинной стороны коробочки; *4* — споры; *5* — часть перистома; *6*—поперечный разрез через основание перистома. (*1—4*— ориг.; *5, 6* — по Лимприхту).

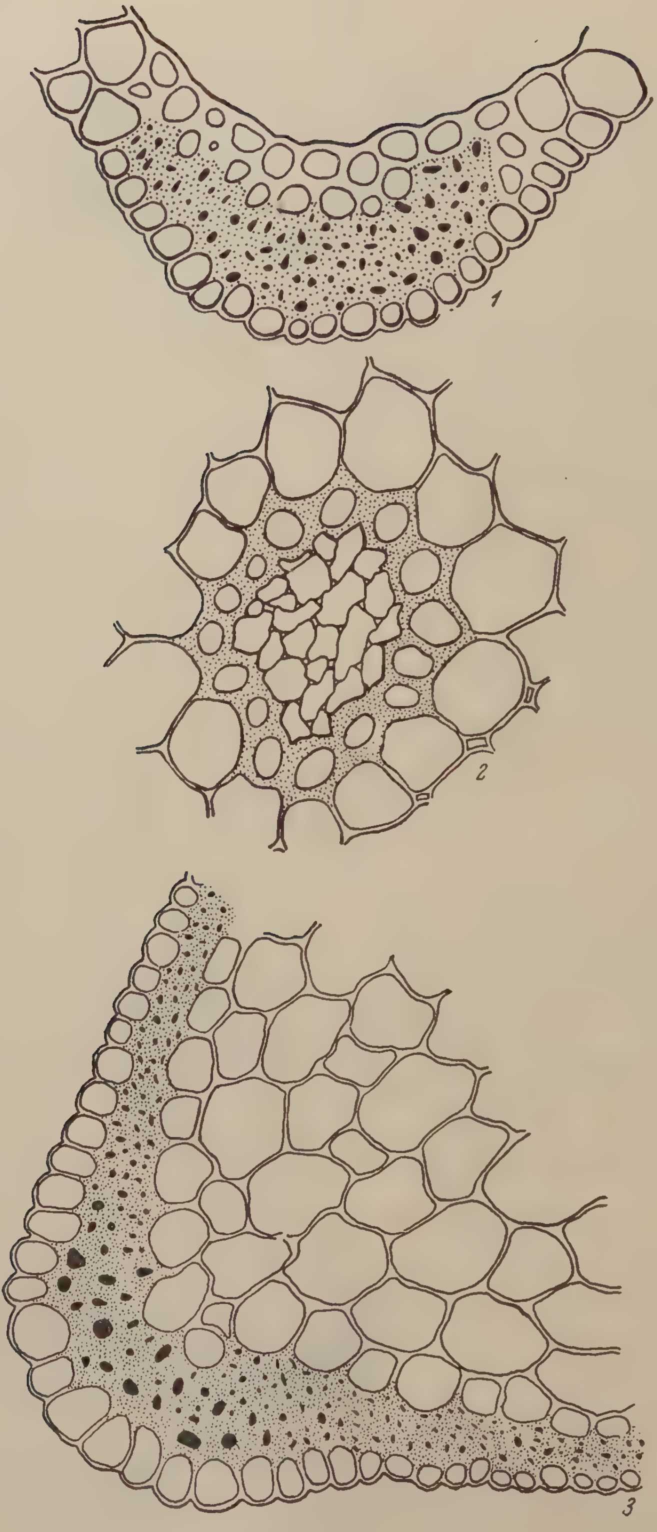


Рис. 19. *Meesia triquetra* (Hook. et Tayl.) Aongstr. *1* — поперечный разрез через жилку; *2* — поперечный разрез стебля (центральный пучок); *3* — поперечный разрез стебля (гиалодермис, кора, основная ткань). (По Лорху).

квадратные и коротко прямоугольные. Польша (Илава и Элк) и Прибалтика.

Для Америки описана var. *Purpusii* Röll in Hedwigia, 36 (1897) 45. Дерновинки темнозеленые, листья до основания неравномерно зубчатые. Как видим, от типа ничем не отличается.

Для того чтобы разобраться во всем этом многообразии, необходимо иметь достаточный гербарный материал из всей области распространения вида. Кроме того, нужно сопоставить описания с идентичными экземплярами. Все описания разновидностей и даже вида *M. tschuctschica* весьма

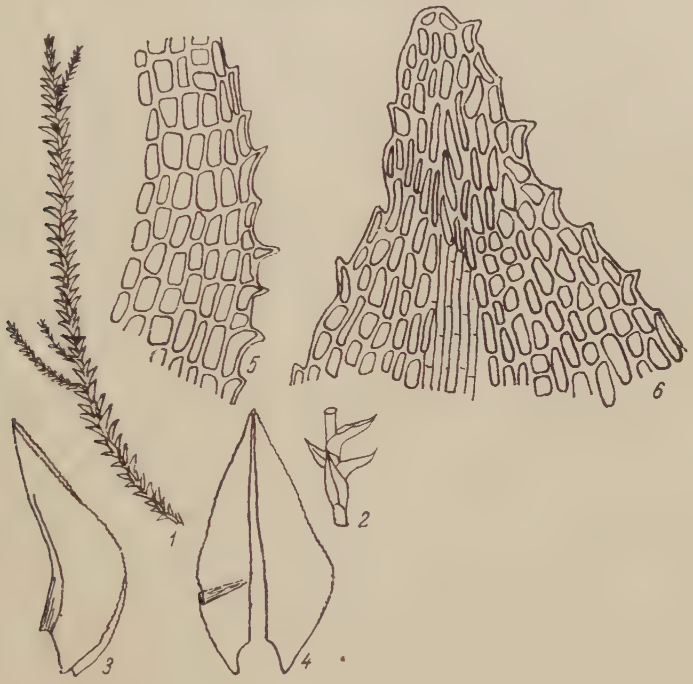


Рис. 20. *Meesia triquetra* (Hook. et Tayl.) Aongstr. f. *crassifolia* Kabiersch. *1* — отдельное растение; *2* — часть стебля с листьями; *3*, *4* — листья; *5* — клетки края в середине листа; 6 — клетки верхушки листа. (По Кардо и Терио).

общи, не четки, сделаны на основании признаков гаметофита, спороносящих образцов не было, чаще лишь на основании одного сбора, больше не повторившегося. Пользуясь таким описанием, трудно наметить в исследуемом материале разновидности и формы, скорее можно разные вещи подвести под одни и те же разновидности и формы. Описания обычно ограничиваются общим определением мощности растения, размера и формы листа, края листа, клеток, клеточных стенок. Имевшийся в моем распоряжении обширный материал из СССР убеждает в том, что диапазон изменчивости вида значительный, но постепенность переходов говорит в пользу экологического характера изменчивости. В моем понимании *M. triquetra* таксономически выдержанный вид широкого ареала. Свои выводы не считаю окончательными, поскольку в моем распоряжении не было материала для сопоставления его с описаниями.

ЭКОЛОГИЯ

Растет на низинных болотах, на болотах по берегам озер, часто является эдификатором фитоценозов «гипновых» болот. Нередко встречается вместе со *Scorpidium*, *Calliergon trifarium*, *Drepanocladus intermedius*, *Bryum pseudotriquetrum*, *Br. neodamense*.

M. triquetra является широко распространенным видом в пределах голарктики. Она встречается на всем протяжении от тундр Арктики до лесостепи, местами заходит и в степи юго-запада СССР, поднимается в горы Европы, Азии и Северной Америки. При обширном ареале в основном ей свойственна приуроченность к болотным условиям произрастания, преимущественно, к низинным болотам. Таким образом, она не выходит за рамки экологических особенностей рода и всего семейства *Meesiaceae*. Если у *M. uliginosa* в ряде случаев отмечено произрастание в условиях, не типичных для болотного растения, то для *M. triquetra* таких отклонений не обнаружено. Тем не менее *M. triquetra* обнаруживает широкую амплитуду в отношении условий увлажнения. Ответом на изменение этого фактора является образование различных экологических форм, что связано, кроме того, с большой пластичностью вида. *M. triquetra* чаще растет на открытых заболоченных пространствах — на необлесенных болотах и болотистых лугах, однако не единичны случаи ее произрастания в кустарниковых болотных формациях (Соколова, 1936), в заболоченных кустарниках у проток Северной Двины (Л. И. Савич, 1921). Произрастание вида в лесной зоне обусловливает захождение его в заболоченные леса. Вероятно, это явление вторичного порядка, как результат последовательных изменений растительного покрова с постепенным облесением территории и последующим заболачиванием леса. Так, по одному из описаний Н. И. Кузнецова (1915), под пологом леса растут сфагновые мхи и, как незначительная примесь, остаток растительности болота низинного типа — *Meesia* и другие мхи. По Аманну (Amann, 1912), этот вид гигрофитный, но, видимо, со склонностью к гидрофильности. Растет он чаще на низинных болотах, реже на ключевых и переходных болотах, предпочтительно в местах понижения рельефа, как это имеет место в случае произрастания на комплексных бугристых торфяниках, где он приурочен к понижениям между кочками и к понижениям между увалами (Новая Земля, Л. И. Савич, 1936). Вместе с некоторыми другими мхами *M. triquetra* является пионером при зарастании озер и других водоемов. «Они пышно разрастаются в воде, образуя иногда сплошной ковер, на котором, по мере его роста и уплотнения, поселяются уже высшие растения, вроде *Comarum* и др.» (Кузнецов, 1916). Много реже наблюдаются погруженные формы: на дне озерка в долине р. Алдана, в Якутии (Коржевин, 1934), на дне озера, на глубине в 3—4.5 м в Швеции (Persson, 1942, 323), в воде ручьев (Доктуровский, 1912). При осушении болот, а также на возвышенных местах (водоразделы рек, сухие тундры) *M. triquetra* образует угнетенные формы. Почва, на которой встречается этот вид, чаще формируется при участии самого растения — за счет отмирания и оторфовывания нижней части дернины. Подстилающие же породы и почвы могут быть довольно разнообразны, собственно все те, на которых происходит образование в типичных случаях низинных болот.

По реакции почвы Аманн (Amann, 1912) относит *M. triquetra* к индиферентным, Апинис и Лацис (1935) на основании своих определений pH, которые у них колеблются для *M. triquetra* от 4.6 до 6.5, считают вид среднекислотным (Mesocidophilous). Определения Котилайнена (Kotilainen, 1927—1928, 1933) укладываются в рамки, указанные Апинисом, но не-

сколько сокращают их: по Котилайнену pH 4.8—5.4. Одновременно с этим Котилайнен *M. triquetra*, *M. uliginosa* и *Paludella squarrosa* называет евтрофными. При низинном типе заболачивания *M. triquetra* является одним из основных эдификаторов торфообразователей, и когда говорят о *Meesia*-торфе (Нейштадт, 1943), то имеют в виду «гипновый» торф из *M. triquetra*. В связи с изменением растительного покрова болот, при переходе от низинных к переходным и верховым болотам, изменяется и роль *M. triquetra* в болотных фитоценозах и состав сопутствующих ей видов. Постепенно *M. triquetra* вытесняется, перестает быть эдификатором и доминантом, оставаясь иногда ассектатором. На низинных болотах различного типа *M. triquetra* чаще встречается с *Drepanocladus exannulatus*, *D. fluitans*, *D. Sendtneri*, *D. vernicosus*, *D. revolvens*, *D. intermedius*, *Calliergon Richardsonii*, *C. stramineum*, *C. giganteum*, *C. sarmentosum*, *C. turgescens*, *Tomenthypnum*, *nitens*, *Scorpidium scorpioides*, *Paludella squarrosa*, *Aulacomnium palustre*, реже с *M. longiseta*. На ключевых и висячих болотах, относящихся к низинному типу, встречается реже, но почти с теми же мхами, к ним присоединяются еще *Helodium Blandowii*, *Campylium stellatum* и *Sphagnum Warnstorfii*. При дальнейшем развитии низинного болота, с постепенной заменой его переходным, значительно уменьшается роль листостебельных мхов и возрастает роль и количество *Sphagnum*. Состав же листостебельных мхов изменяется в сторону преобладания некоторых видов, а *Drepanocladus exannulatus*, *D. fluitans*, *Calliergon stramineum* и другие убывают в количественном отношении. Картину начальной стадии преобразования низинного болота с ассоциацией *Meesetum* рисует В. Н. Сукачев (1906б). Среди *Meesetum* встречаются небольшие плотные, немного возвышающиеся островки из *Sphagnum recurvum* P. de B. var.? Размер этих островков колеблется в диаметре 1—2 м. На разрезе под периферической частью их находят торф из остатков *Meesia*. Следовательно, эти островки сфагнума распространяются за счет *Meesetum*, они появились здесь недавно и поселились на ковре *Meesetum*. Из видов рода *Sphagnum* для переходного болота наиболее характерны *Sph. Warnstorfii* *Sph. teres*, *Sph. centrale*, *Sph. angustifolium*. Ряд из них идет в заболоченные леса и главным образом в болотно-кустарниковые формации. Здесь уже появляются и элементы верхового болота в виде *Sph. magellanicum*, *Sph. fuscum*.

Экологическая амплитуда *M. triquetra* не очень широкая и касается главным образом влажности местообитания и pH почвы. Питающие воды чаще грунтовые, реже ключевые. Болота, на которых *M. triquetra* встречается, преимущественно, евтрофно-моховые с осоково-гипновым комплексом ассоциаций как в Арктике, так и в бореальной зоне. Реже она указывается для травяных и осоково-сфагновых болот. На мезотрофных болотах отмечена в переходно-топяном и переходно-лесном комплексах, а также в аапа-комплексе, где судя по описанию, олиготрофные растения селятся на кочках, а евтрофные — между кочками.

ГЕОГРАФИЯ

Распространение в СССР. Аркт.: Аркт. Евр. (ряд местонахождений, о. Колгуев), Н. Зем. (о. Вайгач, Н. Земля); Аркт. Сиб. (Поляр. Урал, Таймыр — бухта Тикси, Анабара); Чук. (зал. Кониам); Европ. ч.: Кар.-Лапл. (ряд. местонахождений), Дв.-Печ. (много местонахождений), Прибалт. (Эстонская ССР, Латвийская ССР, Литовская ССР), Лад.-Ильм. (ряд местонахождений), Верх.-Волж., Волж.-Кам., Верх.-Днепр., Сред.-Днепр. (Винницкая обл., по р. Згар и около г. Литина;

около г. Обоянь), Верх.-Днестр. (около г. Самбор и г. Львова), Ниж.-Дон. (в окр. Новохоперска), Урал; Кавказ: Предкавк. (верховья р. Теберды), Зап. Закавк. (Боржоми, Бакуриани); Зап. Сиб.: Обск. (много местонахождений), Ирт., Алт.; Вост. Сиб.: Енис., Лен.-Кол., Анг.-Саян., Даур.; Дальн. Восток: Камч., Зее-Бур., Уссур., Сах. (о. Сахалин). (Рис. 21).

Общее распространение: Аркт. (Шпицберген, Медвежий остров, Гренландия, о-ва аркт. Америки), Исл., Сканд., Ср. Евр., (Польша, Чехословакия, Германия, Австрия, Швейцария), Атл. Евр. (Великобритания, Эйре, Нидерланды, Бельгия, Франция), Средиз. (Испания), Балк. (Болгария, Югославия), Монг. (долина р. Худэри, приток Чикая), Сев. Амер. (Рис. 22).

При таком широком ареале, который занимает *M. triquetra* на территории Евразии и Северной Америки, трудно решить, к какому географическому элементу отнести этот вид. Поэтому у разных авторов нет единого мнения по этому вопросу. Герцог (Herzog, 1926) в одном месте определяет *M. triquetra* как аркто-альпийский вид (стр. 231), в другом месте относит ее к субарктическим и субарктическо-гляциальным (стр. 253) и притом подчеркивает необходимость разграничивать субарктические, широко распространенные циркумполярные виды от аркто-альпийских. Заслуживает внимания тот факт, что у Герцога повсюду *M. triquetra* рассматривается совместно с *M. longiseta*, как будто эти оба вида следуют одним и тем же закономерностям в своем распространении. Уже одно то, что северная граница *M. longiseta* сдвинута несколько к югу (по сравнению с *M. triquetra*), так что *M. longiseta* по существу не принимает участия в тундровой растительности, говорит против этого. Пауль (Paul, 1929, стр. 75) следует Герцогу, определяя этот вид как субарктический. Такого же мнения придерживается Штарк (Stark, 1912), он называет *M. triquetra* субарктическим видом, понимая под субарктическими преимущественно широко распространенные болотные виды, которые только местами поднимаются в горы и не заходят в собственно Арктику. Они сходны, по его мнению, во многом с видами лесной флоры мхов. Субарктическими он считает *M. longiseta*, *M. hexasticha* и *M. triquetra* и только *Amblyodon dealbatus* рассматривает как аркто-альпийский (стр. 87—89). Поражает то, что к одной и той же группе видов отнесены *M. triquetra* и *M. hexasticha*, виды разного происхождения, отличающиеся по своему распространению.

Коппе (Koppe, 1927) считает *M. triquetra* бореальным видом, а Кабирш (Kabiersch, 1937, стр. 75),— субарктическим в широком смысле вместе с *M. longiseta*, *M. uliginosa* и *Paludella squarrosa*.

Поскольку для *M. triquetra* характерно не только циркумполярное распространение, но и большая протяженность ареала в широтном направлении, можно говорить о ней как об аркто-бореальном виде. Такое толкование больше соответствует последним представлениям о поясном делении Евразии, согласно которым южная граница субарктики проходит на границе тундры с редколесьем и лесотундрой. *M. triquetra* приурочена к области с холодным и бореальным климатом (Кеппен, 1938), т. е. растет в тундре, на болотах лесной зоны и лесостепи и заходит в область умеренно теплого климата, встречаясь на болотах в степях Украины и по атлантическому побережью Западной Европы. По всей вероятности, в Центральной Европе и на юго-западе СССР она является реликтом ледникового времени; на этот счет нет особых разногласий. Возникает лишь вопрос о том, принадлежит ли она к группе бореальных видов, расширяющих свой ареал (в частности в степной зоне) за счет вторичной миграции из реликтовых местообитаний, как это показал Е. М. Лавренко (1936) для

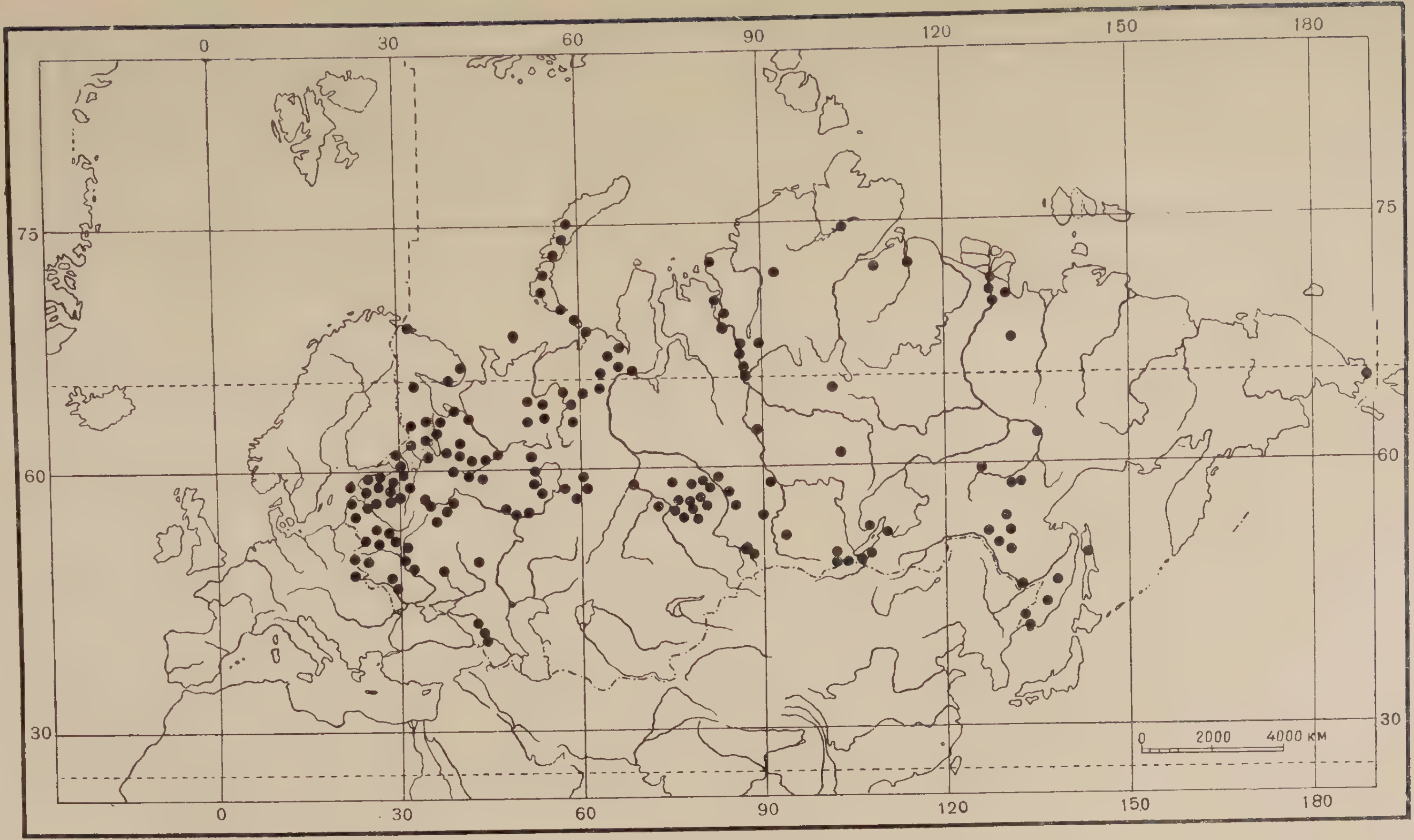


Рис. 21. Распространение *Meesia triquetra* (Hook. et Tayl.) Aongstr. в СССР.

ряда растений или же ее ареал сокращается. Здесь не нужно забывать, что причины сокращения ареала могут быть разные. Во-первых, ареал может сокращаться вследствие воздействий человека на условия местообитания, что, повидимому, имеет место в случае с *M. hexasticha*; во-вторых, растение может вытесняться в результате естественного развития растительного покрова и, в-третьих, в связи с общим изменением климатических условий. Эти причины могут по-разному преломляться в условиях местообитания. Основываясь на некоторых указаниях и на результатах анализов торфяников, можно говорить о сокращении ареала *M. triquetra* в настоящее время. Во многих местах это связано с антропогенными воздействиями (Loeske, 1925 — для окрестностей Берлина), но происходит это на фоне общей тенденции к сокращению ареала, которая предполагается в отношении *M. triquetra*, *Paludella squarrosa* и других на южной и на северной границах их ареалов. Следуя Н. Я. Кацу (1944, стр. 183—184), причину этого явления нужно искать в сменах растительности при естественной эволюции болот, связанных с ухудшением солевого питания и, отчасти, с уменьшением влажности при косвенном влиянии изменения климата в послеледниковое время. В том случае, когда вид широко распространен, он обычно при общей приуроченности к равнинным местообитаниям довольно высоко поднимается в горы. В экологическом отношении *M. triquetra* континентальный вид, в генетическом же, повидимому, связан с формированием в условиях расчлененного рельефа Ангарского материка. Поэтому нет ничего удивительного, что *M. triquetra*, как и ряд других видов, довольно широко представлена в горах голарктики. В отношении таких видов трудно решить, равнинный это или горный вид.

Северная граница распространения *M. triquetra* намечается следующая: на Североамериканском архипелаге она встречается до 75—80° с. ш. (Земля короля Оскара, Земля Элесмира), в Гренландии доходит до 70—75°, на Шпицбергене — до 80°, в Исландии — 68°, в Норвегии — до 70°, в Швеции — до 69°. В пределах СССР она распространена на всем Кольском полуострове, на Новой Земле — до 75°, по Енисею — до 71°, на Таймырском полуострове — 75° 50′, в устье Лены — 72° и на Чукотском полуострове — около 68° с. ш.

Южная граница вида, как и для других видов этого же рода, не является характерной, так как большей частью связана с горными местонахождениями. Все же для Европейской части СССР южную границу можно провести по Волге — от ее истоков до устья Камы, так как южнее 58—57° местонахождения единичны и значительно оторваны от основного ареала. Следует особо отметить наиболее интересные указания для лесостепной и степной зон СССР. Через Прибалтику, Белоруссию и северную Украину они смыкаются со сходными местообитаниями Западной Европы, которые Герцог рассматривает как реликтовые — субарктически-гляциальные.

M. triquetra была найдена: Винницкая обл. по р. Згар и район г. Литина (48° с. ш.); Киевская обл., около г. Бровары (50° с. ш.); Курская обл., окрестности г. Обояни (51° с. ш.); Воронежская обл., Новохоперский район; Казань (56° с. ш.); Свердловская обл., Красноуфимский район (56° с. ш.). В горах, (особенно на севере) вид не поднимается на большую высоту над уровнем моря. Для Норвегии отмечено, что *M. triquetra* богаче представлена в субальпийском поясе гор, но достигает 1400 м над ур. м.; в Швеции распространена до 1000 м над ур. м.; в Альпах — до 1900 м над ур. м.; указываются два изолированных местообитания в горах Испании. Для Кавказа известны три местонахождения: Клухори, Боржоми и Бакуриани — 1700 м. Возможно, что нахождение

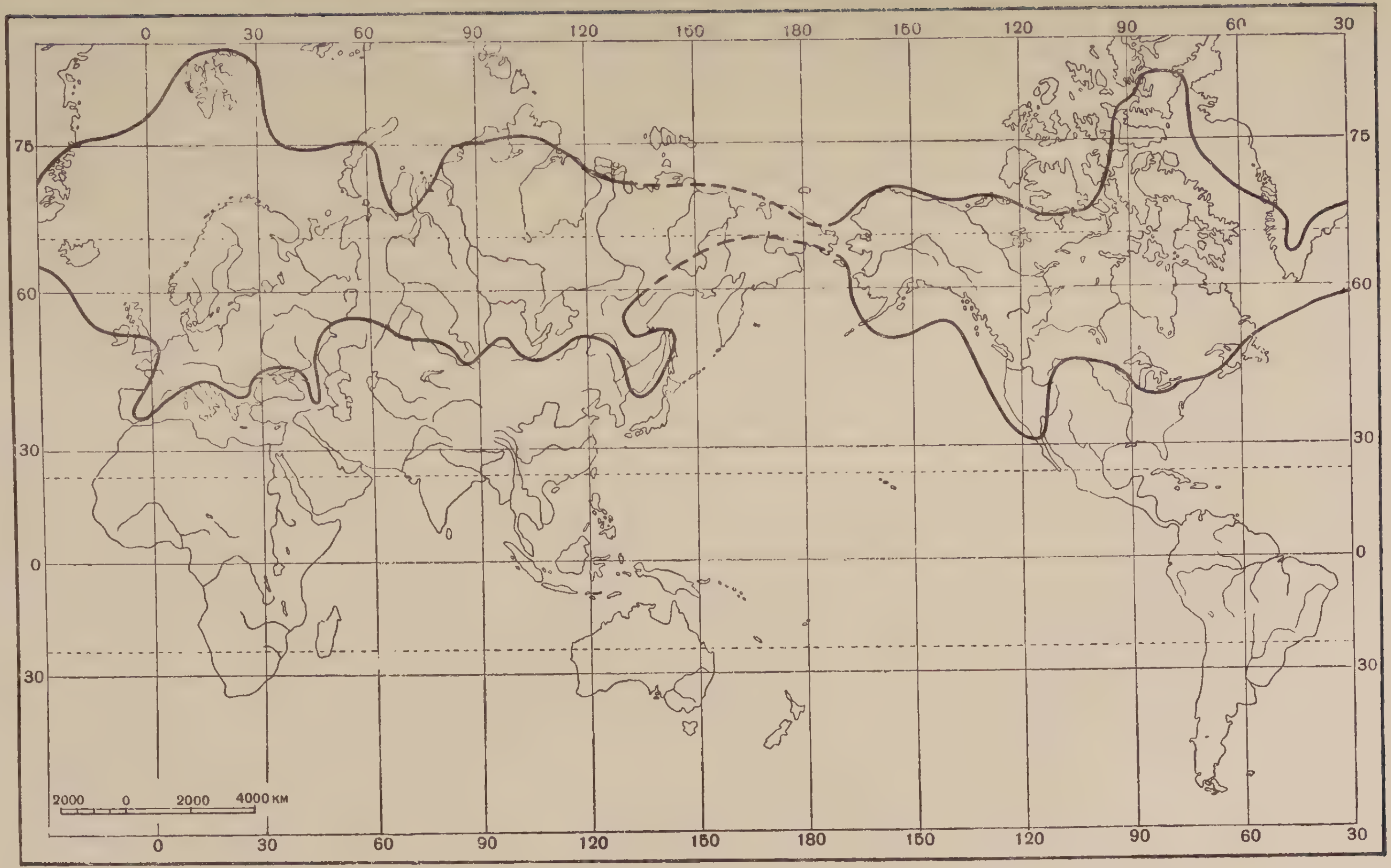


Рис. 22. Ареал *Meesia triquetra* (Hook. et Tayl.) Aongstr.

этого вида в горах во многих случаях нужно рассматривать как результат послеледниковых, реже ледниковых миграций. В пользу этого говорит то, что, согласно Герцогу, в Западной Европе горные местонахождения связаны с местами, подвергавшимися оледенению. Аналогичное явление отмечено в горах Алтая, где *M. triquetra* приурочена к району, носящему следы оледенения (Никитина, 1927).

2. **Meesia longiseta** Hedw. Sp. musc. (1801) 173; Jens. C. Skand. Bladmossfl. (1939) 62. — *Amblyodon longisetum* Palis.-Beauv. Prodr. (1805) 41. — *Diplocomium longisetum* Web. et Mohr, Bot. Taschenb. (1807) 374. — *Meesia longiseta* Hedw. Desor. I (1787) 36, tab. 21 et 22; Warnst. in Hedwigia, 54 (1913—1914) 72; Broth. Laubm. Fennosk. (1923) 344; Broth. in Engler Natür. Pflanzenfam. 10 (1924) 445; Malta in Acta Horti Botan. Univ. Latv. 5 (1930) 132; Möller, Meesiaceae in Ark. f. Botan. 28A, 4 (1936) 64; Kabiersch in Hedwigia, 77 (1937) 133; Лазар. в Бот. журн. АН УРСР, II, 1 (1941) 74.

Icon.: Bryol. eur. IV (1836—1851) tab. 2 (309); Husnot, Muscol. Gall. I (1884—1890) tab. 72; Roth, Europ. Laubm. II (1905) tab. 23, fig. 3a—c; Warnst. Laubm. Brandenb. II (1906) 599, fig. 2a; Mönkem. Laubm. Europ. in Rabenh. Krypt.-Fl. (1927) tab. 117a; Lorch, Anatom. Laubm. (1931) tab. 158; Grout, Moss-Fl. North Amer. II, 3 (1935) tab. 65; Лазар. Визначн. лист. мох. УСРР (1936) tab. 93.

Exs.: Broth. Bryoth. fenn. n° 164; Girg. Laubm. Liv.-Ehst.-Kurl. n° 194; Girg. Laubm. Russ. Ostsee-Prov. n° 193.

Дернинки до 10 см высоты, рыхлые, мягкие, вверху буровато-зеленые или желто-зеленые, книзу темнеющие, переплетены рыхлыми, фиолетово-красными, бородавчатыми ризоидами. Стебель прямой, чаще простой, реже с отдельными боковыми побегами, облиствен рыхло, 6—8-рядно. На поперечном разрезе стебель тупо пятигранный, молодые веточки трехгранные. Кора 3—4-слойная. Листья из прямого сбегающего основания отстоящие, яйцевидно-ланцетные, заостренные или туповатые, слабо килеватые, плоскокрайние или цельнокрайние (редко на верхушке неясно зубчатые или один край слабо отвернут), 2—3 мм длины и 0.5—1 мм ширины, сухие — скрученные. Жилка тонкая, исчезает в верхушке листа, спинные и брюшные клетки ее нерезко отличаются от слабо утолщенных центральных. Клетки в верхней части пластинки листа коротко прямоугольные, 15.5—31 μ длины и 12.4—18.6 μ ширины, в основании удлиненно-прямоугольные, 46—100 μ длины и 12.4—21.7 μ ширины, по краю листа узкие и длинные; все клетки тонкостенные, гладкие. Однодомный, обоеполый. Антеридии, архегонии, булавовидные и нитевидные парафизы в большом количестве. Покровные листья 3—6 мм длины, удлиненно-ланцетные, длинно заостренные, в остальном сходны со стеблевыми. Спорогоны одиночные. Ножка 10 см высоты, тоньше, чем у *M. triquetra*. Коробочка 4.5—6 мм длины и 1.5—2 мм толщины, по форме как у предыдущего вида, только клетки экзотеция с брюшной стороны не имеют треугольных колленхимных утолщений в углах. Перистом двойной, желтый. Зубцы экзостома 0.16—0.20 мм высоты, разделенные, вверх немного суживающиеся, широко закругленные, снаружи тонко поперечно штриховатые, пластинки высокие, до 14 μ. Внутренний перистом 0.45—0.60 мм высоты. Отростки эндостома на очень низкой основной перепонке, узко линейные, по боковому краю лестнично насеченные, по средней линии не продырявленные. Продолжение ресничек в виде узлов и коротких палочек. Споры желто-бурые, густо папиллозные, 31—45 μ. Созревание в VI—VII. Описан из Германии. (Рис. 23—24).

ОПИСАНИЕ

Морфология гаметофита. Растение образует рыхлые, мягкие, свободно соединенные дернинки, не занимающие больших площадей. Дернинки буровато-зеленые или желто-зеленые, книзу темнеющие. Отдельные стебли соединены друг с другом рыхлым фиолетово-красным, бородавчатым ризоидным войлоком, идущим почти до верхушки стебля. Стебли прямые, чаще простые или с отдельными боковыми побегами возобновления. Стебель облиствен 6—8-рядно, рыхло. Листья прямо отстоящие, сухие — скрученные, с прямым, сужающимся, овально-удлиненным сбегающим основанием. Форма листьев меняется от овально-удлиненной до яйцевидно-ланцетной. Листья заостренные (редко тупые), вверху слабо килеватые, цельнокрайние и плоскокрайние, иногда вверху неясно зубчатые или один край отвернут (рис. 23, *1*). Листья верхушки крупнее нижних, прямо отстоящие из широкого яйцевидного основания удлиненно-ланцетные, с булавовидными волосками в своих пазухах. Жилка хорошо отграниченная, тонкая, исчезающая в верхушке листа (рис. 23, *2*), с нижней стороны листа выступающая. Однодомный — обоеполый. Антеридии, архегонии, нитевидные и булавовидные парафизы многочисленны на верхушке стеблей (рис. 24, *1*). Булавовидные парафизы желтые, стенки у старых антеридиев окрашены антоцианом.

Нужно сказать, что наблюдается некоторая закономерность в распределении парафиз: в случае обоеполости, булавовидные парафизы сосредоточены ближе к антеридиям, а нитевидные окружают архегонии. Лимприхт (Limpricht, 1895, стр. 511) и Рот (Roth, 1905, стр. 210) говорят о том, что парафизы нитевидные — почти булавовидные, тогда как те и другие существуют независимо. Варнсторф (Warnstorf, 1906, стр. 581) указывает лишь булавовидные парафизы. Покровные листья много крупнее стеблевых, удлиненно-ланцетные, заостренные, с плоскими, гладкими краями. У Лимприхта (Limpricht, 1895, стр. 506) в ключе к виду указано — двудомный, в диагнозе — двуполый, как двудомный определен этот мох и в мировой сводке Бротеруса (Brotherus, 1924, стр. 445). Вероятно, и в том и в другом случае мы имеем дело с опечаткой, так как Бротерус в 1923 г. *M. longiseta* определяет как двуполую. В просмотренном материале архегонии и антеридии находились всегда вместе, окруженные общими покровными листьями.

Морфология спорофита. Обычно вид спороносящий. Спорогоны верхушечные, по одному из покровных листьев. Коробочка крупная, с длинной прямой шейкой, слегка согнутая, с высокой спинкой, удлиненно-грушевидная (рис. 24, *2*). Молодые коробочки зеленого цвета, при созревании желтеют, созревшие — темнобурые или бурые. Экзотеций тонкий, кожистый. Сухая коробочка сильно согнутая. Крышечка маленькая, тупо коническая. Ножка длинная, волосовидная, в сечении значительно тоньше, чем у *M. triquetra*, извитая и закрученная. При всегда обильном спороношении волосовидные ножки и качающиеся на них коробочки придают дернинке характерный облик, которым *M. longiseta* отличается от *M. triquetra*. Колпачок клобуковидный, рано спадающий. Многолетний.

Анатомия гаметофита. Стебель на поперечном разрезе тупо пятигранный, у молодых ветвей трехгранный. Закономерности в его строении те же, что и у *M. triquetra*. Снаружи однослойный гиалодермис, за ним кора из мелких склеренхимных клеток с толстыми оболочками и малыми просветами. Кора трех-четырехслойная, чаще трехслойная, хорошо отграничена от основной ткани, последняя из крупных тонкостен-

ных клеток со слабыми утолщениями в углах. Центральный пучок маленький, желтый, мелкоклеточный; оболочки клеток тонкие.

Листья с рыхлой клеточной сеткой, оболочки клеток тонкие — оба признака сильно отличают этот вид от *M. triquetra*. В верхней части листа клетки коротко прямоугольные, к основанию удлиненно-прямоугольные, крупные (рис. 23, *3, 4*), по краю листа узкие и длинные. Форма клеток, указанная Лимприхтом (Limpricht, 1895, стр. 512) и Ротом (Roth, 1905, стр. 210), мною не наблюдалась — «клетки прямоугольно-ромбические, до ромбически-шестисторонних». Жилка выступает с нижней поверхности листа (рис. 23, *5, 6*), образована она одним рядом спинных, одним рядом брюшных клеток и внутренними стереидными клетками, довольно толстостенными, однако по величине не сильно отличающимися от спинных и брюшных (рис. 23, *7*). К основанию листа жилка делается плоской.

Анатомия спорофита. Ножка с хорошо выраженной корой, состоящей из некрупных толстостенных клеток, с малыми просветами и оболочками, окрашенными в красно-бурый цвет, за ней — основная ткань рыхлая, из тонкостенных, крупных клеток, которая отграничена от центрального пучка гадромным влагалищем, образованным клетками с утолщенными оболочками. Влагальце предохраняет от сдавливания при сгибании ножки маленький мелкоклеточный, с тонкими оболочками клеток центральный пучок. Ножка переходит в прямую, длинную шейку, на ее поверхности многочисленные поверхностные устьица (рис. 24, *5*), внутри шейки хорошо развитая ассимиляционная ткань. Клетки экзотеция брюшной стороны коробочки и спинной отличаются формой (рис. 24, *3, 4*). Клетки экзотеция с брюшной стороны коробочки отличаются от соответствующих клеток у *M. triquetra*, так как не имеют треугольных, колленхимных утолщений в своих углах. Этот признак не отмечен рядом авторов. Некоторыми даже утверждается сходство этих клеток у разных видов. Лимприхт (Limpricht, 1895, стр. 512) говорит, что они одинаковы у *M. triquetra* и *M. longiseta*, тогда как Рот (Roth, 1905, стр. 210) говорит, что они такие же, как у *M. uliginosa* и *M. hexasticha*, и совершенно умалчивает о клетках экзотеция *M. triquetra*. Однако в 1906 г. на этот признак обратил внимание Варнсторф и в диагнозе вида он отметил, что клетки экзотеция с брюшной стороны коробочки у *M. longiseta* едва или слабо утолщены. Я считаю этот признак существенным при определении видов *M. triquetra* и *M. longiseta*. Споровый мешок отграничен от стенок коробочки воздушной полостью. Водоносная ткань развита. Колонка после созревания спор укорачивается. Урночка около устья имеет двухрядное кольцо, частично отрывающееся с крышечкой и разрушающееся. Перистом двойной, зубцов 16. Зубцы наружного перистома часто вдвое короче внутреннего, отделены друг от друга, кверху сужающиеся, широко закругленные, не продырявленные. Пластинки снаружи тонко поперечно штриховатые. Отростки узко линейные, нередко внизу разорванные — зияющие. Продолжение ресничек в виде узлов и коротких палочек. Споры желто-бурые, густо папиллозные, крупные.

ЭКОЛОГИЯ

Низинные торфяные болота, топи и зыбкие берега озер, в общем на сходных местообитаниях с *M, triquetra* и в тех же фитоценозах, но значительно реже. Всегда обильно спороносящая. Равнинный вид, редко поднимающийся в горы и редко идущий далеко на север. *M. longiseta* близко родственна, *M. triquetra*, с которой, повидимому, образует помеси (Linderg et Arnell, 1890, стр. 30). До настоящего времени для семейства

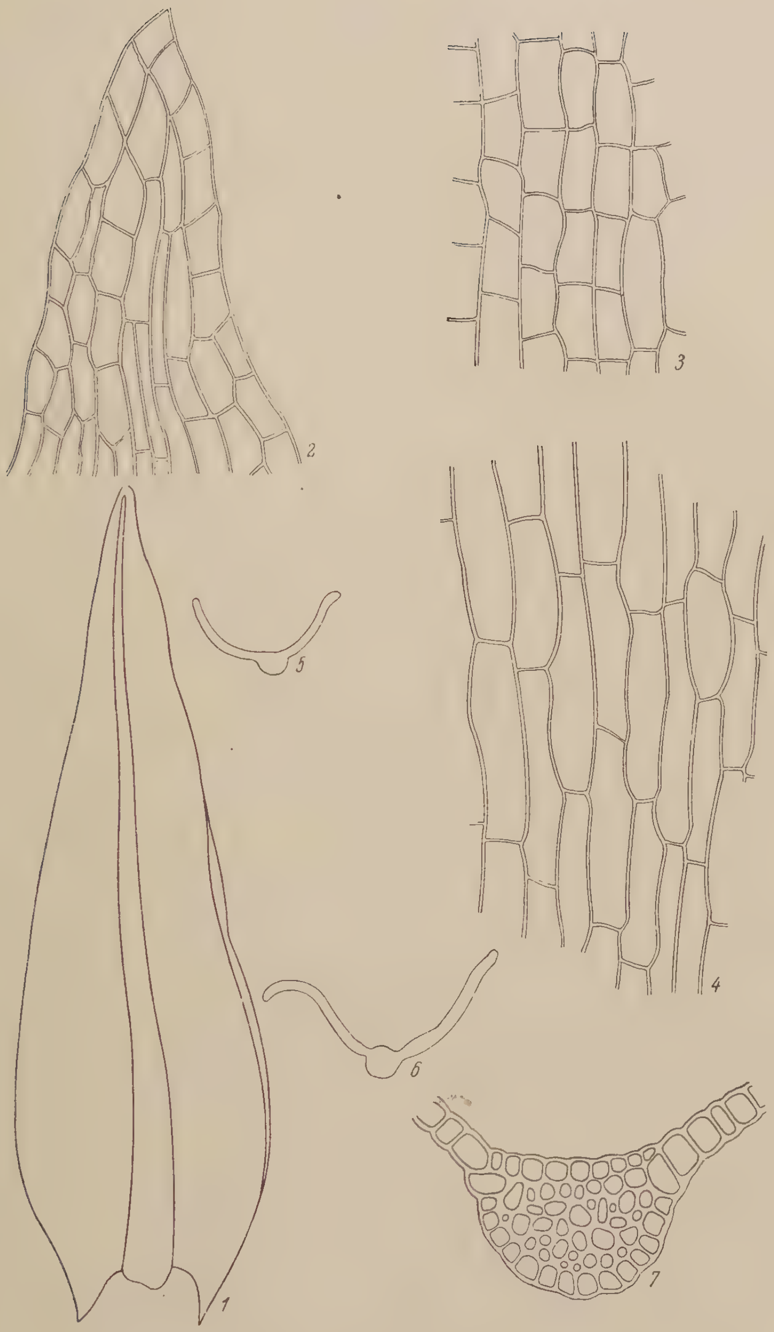


Рис. 23. *Meesia longiseta* Hedw. *1* — лист; *2* — верхушка листа; *3* — клетки верхней части листа; *4* — клетки основания листа; *5* — поперечный разрез листа в верхней части (мал. увел.); *6* — поперечный разрез листа в средней части (мал. увел.); *7* — строение жилки на поперечном разрезе. (Ориг.).

Meesiaceae описана только одна помесь — *Meesia longiseta*×*Meesia triquetra* Arnell in Lindberg et Arnell, Musci Asiae bor. II (1890) 30. Синонимы: *Meesia seriata* Lindb. in Sched. olim. на основании экземпляров, собранных Арнеллем (VIII, 1876) в Сибири, в бассейне р. Енисея у Плахино и Дудинки, 69°25′ с. ш. Эти экземпляры габитуально и по форме листьев похожи на *M. longisetä*, край листа коротко и тупо зубчатый. Основанием для того, чтобы рассматривать их как помеси, послужило то обстоятельство, что обе исходные родительские формы найдены в той же самой дернинке. Предполагаемая гибридная форма обнаруживает промежуточные черты: она то однодомная, то двудомная, тогда как для *M. triquetra* характерна двудомность, а для *M. longiseta* — однодомность. Однако только опыт может подтвердить правильность этого предположения.

Веттштейн (Wettstein, 1932, стр. 233), который экспериментально подтвердил существование гибридов у листостебельных мхов, призывает к осторожности при описании помесей (истолкование форм как помесей), потому что еще не выяснено, насколько распространен процесс гибридизации у мхов в природе.

M. longiseta растет, преимущественно, на открытых местах — необлесенных болотах, но достаточно хорошо выносит затенение. В своем распространении она приурочена к болотам лесной зоны, что создает предпосылку для ее произрастания в заболоченных лесах и в болотно-кустарниковых фитоценозах. Описание одного из таких местообитаний дается Спиридоновым (1928, стр. 69): «. . . вдоль правого берега долины р. Иртыша тянется на протяжении 5—6 км плоская ложбина заболоченной старицы, древней террасы. Ширина ее колеблется в пределах 2—3 км. На глаз поверхность ее представляет равнину, нарушенную в середине плоскими, невысокими гривками шириной в 100—200 м и высотой 30—50 см. . . Между гривками поверхность болота ровная и затянута толстым войлоком мха — *M. longiseta* Hedw. с пятнами *M. uliginosa* [=*M. trichodes* (L.) Spr.]. Местами поверхность болота зыбкая и всюду из-под ног, вязнувших до глубины 10 см, выступала вода. Травяно-полукустарниковая растительность затеняет до $^{3}/_{5}$ поверхности мохового покрова». Определяющим экологическим моментом в жизни этого мха является влажность. Это несомненно гигрофит, с большим тяготением к гидрофильным условиям. Растет она на местах обильного и постоянного увлажнения — на низинных и переходных болотах и нередко принимает участие в образовании сплавин на зарастающих озерах. Петров (1912, стр. 240) считает, что *M. longiseta* наряду с *M. triquetra* и *Paludella squarrosa* может служить показателем топких мест на болотах. На более сухих местах *M. longiseta* встречается редко. Имеются сборы Цинзерлинга с осушенного болота Ленинградской области Лужского района, но здесь, очевидно, сухость условий ее местонахождения — явление вторичное, и не известно, как долго этот вид удержится после осушения болота.

В зарубежной литературе описано несколько форм *M. longiseta*, которые отражают изменчивость вида в зависимости от экологических условий главным образом от изменения увлажнения. Так, Кабирш (Kabiersch, 1937) для Северной Америки приводит f. *flaccida* Kabiersch с более тонкими листьями, более вялую, с клетками листа в 2—3 раза более длинными, чем у типа, и var. *Macounii* (Kindb.) Kabiersch [=*Meesia Macounii* Kindb. Rev. Bryol. 32, 2 (1905) 36], с коротко выбегающей жилкой у перихециальных листьев и несколько отогнутыми краями листьев, особенно перихециальных. На нашем материале неоднократно наблюдалось изменение этих признаков на одном и том же растении,

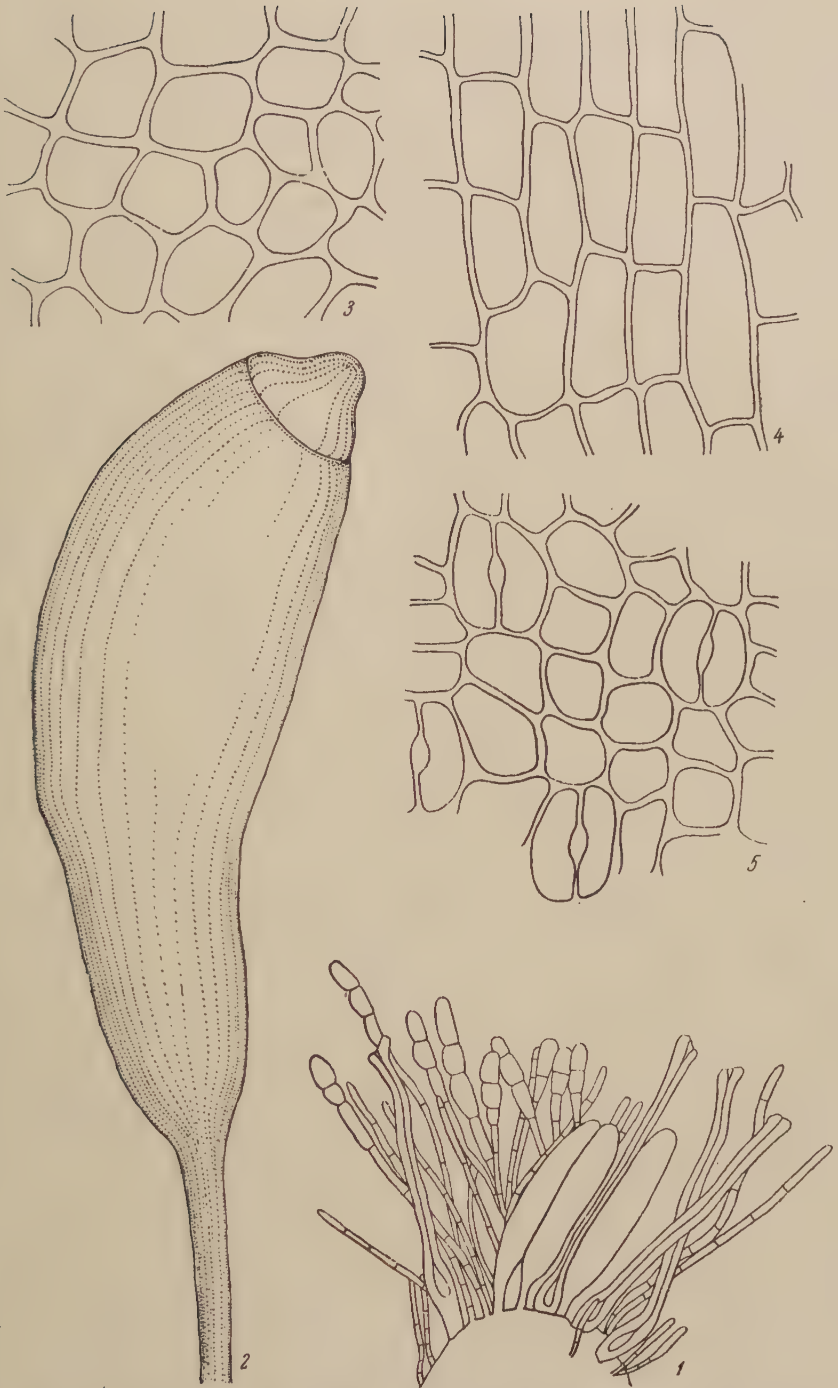


Рис. 24. *Meesia longiseta* Hedw. *1* — архегонии, антеридии и парафизы; *2* — закрытая коробочка; *3* — клетки экзотеция с брюшной стороны коробочки; *4* — клетки экзотеция со спинной стороны коробочки; *5* — устьица. (Ориг.)

так что разновидность эту в лучшем случае можно рассматривать как форму. Для Гренландии Кабирш приводит f. *tenuissima* [в гербарии и у Ланге и Иенсена (Lange et Jensen, 1887) как f. *luxurians*]: дернинки плотные, около 1 см высоты, стебельки тонкие, с мелкими, недалеко друг от друга отстоящими листьями, с более тонкими стенками клеток листа. Для Фенноскандии Норрлин (1870, стр. 160) выделяет f. *reducta* с отогнутыми назад листьями, а Мёллер (Möller, 1936, стр. 65) — var. β *abbreviata*. У этой разновидности варьирует величина дерновинок, размеры ножки спорогона, а зубчатость листьев значительно изменяется даже на одном растении. Все эти экологические формы с соответствующими морфологическими изменениями наблюдались и на нашем материале.

M. longiseta растет только на торфяных болотах и заливаемых мокрых лугах и, следовательно, приурочена к торфянистым почвам. Аманн (Amann, 1912) по реакции почвы относит ее к индифферентным видам, Апинис и Лацис (1935) определяют pH почв в местах произрастания этого вида равным 4.6—6.5 и считают среднекислотным (mesoacidophilous), что соответствует ее условиям обитания на низинных и переходных болотах.

По сравнению с *M. triquetra* этот вид является компонентом более ограниченного круга болотных фитоценозов и только в ряде случаев при образовании сплавин играет роль эдификатора. Например, в следующих случаях этот вид преобладал в составе растительности: Кировская обл., Уржумский р-н, пловучие острова на озере, Фокин, 21 VIII 1927; Вологодская обл., Кадниковский р-н, сплавины на оз. Синедебино, Корчагин, 18 VII 1925. *M. longiseta* обычно встречается вместе с *M. triquetra*, *Paludella squarrosa*, *Helodium Blandowii*, *Drepanocladus vernicosus*, *D. intermedius*, *D. revolvens* и с некоторыми видами рода *Sphagnum* переходных и низинных болот. На реликтовых ледниковых болотах, какими является часть сфагновых болот Украины, Владимирской области, были найдены другие ледниковые реликты из мхов — *Paludella*, *Mylia anomala*, *Sphagnum fuscum*, *M. triquetra*, *Helodium Blandowii* и из цветковых — *Oxycoccus microcarpa* Turcz. На евтрофно-моховых болотах, к которым *M. longiseta* чаще приурочена, она встречается главным образом в осоково-гипновых и гипново-травяных ассоциациях (Шенников, 13 VIII 1927) и реже в осоково-пушицевой (Тюлина, 1936, стр. 129); на мезотрофно-сфагновых болотах — в сфагново-осоковой ассоциации. Для Финляндии приводятся указания, что она участвует в аапакомплексе (Br. Fennica, n° 164), растет и на лесных топях. Одной из наиболее характерных для нее ассоциаций, насколько об этом можно судить по имеющимся данным, является *Cariceto-Drepanocladietum*. На основании материалов, полученных из анализа торфяных залежей торфяников Черниговского Полесья и межледникового торфяника правобережной лесостепной части УССР, можно составить некоторое представление об участии *M. longiseta* в растительности болот межледникового и послеледникового времени. По Зерову (1933б), ископаемый торфяник в Лупининном овраге в окрестностях сел. Хмельное Каневского района отражает условия конца рисс-вюрмского межледникового периода, связанные с усилением континентальности климата и понижением годовой температуры, когда страна была покрыта сплошными сосновыми лесами. В это время *M. longiseta* росла вместе с *Drepanocladus vernicosus*, *Calliergonella cuspidata*, *Sphagnum obtusum?*, *Equisetum?*, *Scheuchzeria*, *Carex*, *Eriophorum*. Левина (1936) синхронизирует развитие евтрофных торфяников и первичную миграцию бореальных элементов в пределах Черниговского полесья с бореальным периодом.

В пойме р. Крюково, притока р. Сновы (Левина, 1936), *M. longiseta* встречается в гипновом торфе на глубине 250—225 см, где составляет с *M. triguetra* 85%, там же встречается *Phragmites communis* — 15% с примесью *Menyanthes trifoliata*; на глубине 225—220 см, гипновый торф из *Drepanocladus aduncus*, *M. longiseta*, *Calliergonella cuspidata* — 75%, *Phragmites communis* — 12%, *Menyanthes trifoliata* — 7%, *Scheuchzeria palustris* — 3%, *Carex lasiocarpa* — 3%; на глубине 200—175 см, гипновый торф из *Drepanocladus aduncus*, *M. longiseta* — 75%, *Phragmites communis* — 12%, *Carex lasiocarpa* — 8%, *Scheuchzeria palustris* — 7% и *Menyanthes trifoliata*; и затем в поверхностном слое 0—25 см, в осоково-гипновом торфе *Carex lasiocarpa*, *C. limosa*, *C. chordorrhiza*, *C. pseudocyperus* — 18%, *M. longiseta*, *Drepanocladus aduncus* — 72%, *Menyanthes trifoliata* — 10%, редко *Scheuchzeria palustris*, *Calla*.

Таким образом, *M. longiseta* росла в Hypnetum, затем в Cariceto-hypnetum, и ее участие в них и торфообразующая роль говорят о том, что она выступала в качестве эдификатора — содоминанта в ряде ископаемых болотных ценозов. Согласно воззрениям Личкова, Соболева, обобщенным М. С. Двораковским (1946, стр. 63), при прослеживании путей расселения граба, одним из непосредственных следствий оледенения было образование обширных плавней, занимавших не только территорию Полесья. Наряду с этим Соболев (1933, стр. 101) приходит к выводу о вероятности существования там торфяных болот уже с послеледниковой эпохи (тогда как возникновение полесских боров относят к веку сосны и березы). С другой стороны, анализируя среднечетвертичную фауну Украины, И. Г. Пидопличка (1946, стр. 192) пишет о необходимости признать развитие тундр и болот северного типа к этому времени в Полесье и Днепровской низменности. Даже в недавнее историческое время, по Маркевичу (1856), заболоченность Украины была выше. Все эти соображения, сопоставленные с данными ботанического анализа рассмотренных торфяников, заставляют предполагать значительно бо́льшую долю участия *M. longiseta* в растительности юго-запада Европейской территории СССР, как и ее бо́льшую ценотическую роль. Кроме того, здесь можно усмотреть известную аналогию с характером торфообразования в послеледниковое время на севере Сибири, осуществлявшееся, по Тихомирову (1941, стр. 363), в ассоциациях лесной свиты не сфагновыми мхами, а за счет гипновых мхов. Причину потери прежнего значения *M. longiseta* и сохранения ее на территории Украины в виде точечных местонахождений нужно искать не только в изменившихся физико-географических условиях, но и в результате длительных смен растительного покрова. Экологическая амплитуда этого вида не широка. Он селится на местах грунтового питания, изредка на местах намывного типа питания (стекающими водами снеговых забоев, на Анадыре, по Тюлиной, 1936) и на заливных лугах.

ГЕОГРАФИЯ

Распространение в СССР. Аркт.: Аркт. Евр. (Кольский полуостров), Аркт. Сиб. (Гыданская тундра, низовья Енисея), Анад. (Анадырский край — район Медвежьих гор, Марковский р-н); Европ. ч.: Кар.-Лапл. (несколько местонахождений), Дв.-Печ. (Кадниковский р-н, оз. Синедебино, окр. ст. Обозерской и окр. Холмогор), Прибалт. (Эстонская ССР, Латвийская ССР, Литовская ССР); Лад.-Ильм. (несколько местонахождений), Верх.-Волж. (несколько местонахождений), Волж.-Кам. (Уржумский р-н), Верх.-Днепр. (ряд местонахождений), Сред.-Днепр.

(по р. Згар около г. Литина), Урал (Биссерта); Зап. Сиб.: Обск. (ряд местонахождений); Вост. Сиб.: Енис. (несколько местонахождений) Даур. (в р-не Гремячинска); Дальн. Восток: Камч., Охот., Уссур. (Спасский р-н). (Рис. 25).

Общее распространение. Аркт. (Шпицберген, Гренландия), Сканд., Ср. Евр. (Польша, Чехословакия, Германия, Австрия, Швейцария), Атл. Евр. (Бельгия, Франция), Балк. (Румыния, Югославия), Сев. Амер. (Рис. 26).

В своем распространении *M. longiseta* ограничивается, в основном, бореальной зоной Голарктики с незначительным захождением в субарктику. Из арктической и степной зон известны только единичные местонахождения. Здесь, подобно тому как и в горах, она встречается редко. Коппе (Koppe, 1927) относит этот вид к евразиатско-американской группе. Это — бореальный элемент. Циркумбореальный ареал *M. longiseta* лежит южнее субарктики (преимущественно), к югу от полярного круга. В экологическом отношении она принадлежит к континентальному типу. Самое северное ее местонахождение известно из восточной Гренландии — около 75° с. ш., в западной Гренландии — около 69° с. ш., где на границе своего ареала она образует более нежную форму (f. *tenuissima*). В Норвегии встречается редко, до 70° с. ш.; в горы идет до 1000 м над ур. м. Гаген (Hagen, 1898—1899) указывает, что вид отсутствует в прибрежных провинциях Норвегии. В Швеции распространена до 68° 27′ с. ш. и до 500 м над ур. м., но по всей Скандинавии ее распространение связано преимущественно с равнинными местообитаниями. Для Дании приводятся единичные указания. В Средней Европе этот вид приурочен к равнине, но заходит и в горы, подымаясь в Швейцарских Альпах до нижнего и среднего поясов, в восточных же — на высоту до 1750 м. Лёске (Loeske, 1903) писал, что для Гарца указание является сомнительным, поскольку раньше виды рода *Meesia* путали между собой. В Северной Америке *M. longiseta* распространена примерно между 60 и 40° с. ш. Юно (Husnot, 1884—1894) приводит ее для равнинной части Франции, но не прибрежной. На территории СССР растет в бореальной зоне, хотя в районе р. Дудинки доходит до 68° с. ш. Линдберг и Арнелль (1890, стр. 29) утверждают, что хотя *M. longiseta* и найдена на 63° с. ш., но, повидимому, за пределы северной границы древесной растительности она не идет, с чем согласуется незначительное захождение ее на север. К этому нужно прибавить, что на севере Азии выявляется приуроченность ее к долинам рек — путям, по которым и древесная растительность проникает значительно севернее границы своего распространения.

В послеледниковой истории Арктики Б. А. Тихомиров (1941, 1946а, 1946б) устанавливает лесную фазу, связывая ее с периодом послеледникового термического максимума. Он считает, что тогда современная территория Арктики, и в особенности ее приатлантическая часть, была покрыта ценозами лесной свиты. Отражением этого этапа в развитии растительности Арктики является сохранение преобразованных травянистых, кустарниковых и мохово-лишайниковых формаций на местах их прошлого произрастания в качестве синузий исчезнувших впоследствии лесов. Здесь можно видеть одну из причин, обусловивших очертания современного ареала некоторых бореальных видов.

Таким образом, при анализе ареала *M. longiseta* следует учитывать послеледниковые миграции, связанные с лесной фазой в истории арктической растительности и последующую экспансию бореальных видов на север, продолжавшуюся до настоящего времени. Иначе ареал этого вида может быть истолкован по-разному. Зеров (1934) рассматривает место-

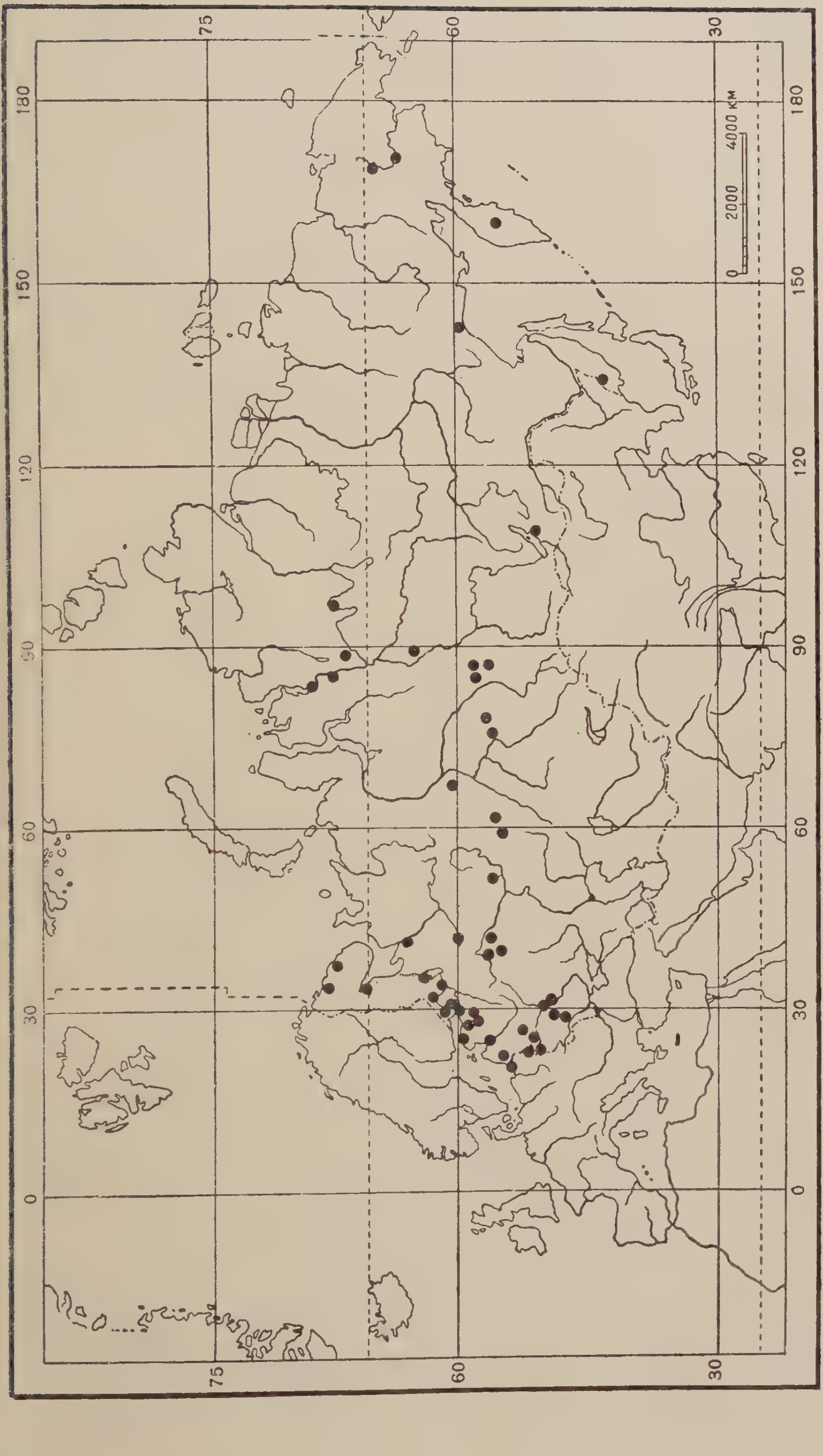


Рис. 25. Распространение *Meesia longiseta* Hedw. в СССР.

нахождения *M. longiseta* на Украине, как реликтовое со времени ледникового периода, но сам вид им определяется то как аркто-альпийский («північно-гірськиі», 1933б), то как субарктический (1934). Как указывает Кабирш (Kabiersch, 1937), Герцог (Herzog, 1926) не всегда последователен в своих определениях. Так, он причисляет этот вид к субарктическому элементу, который (стр. 242) наряду с бореальнолесным имеет значение основного элемента в бриофлоре Скандинавского округа голарктики, но отсутствует в понтийском, в атлантическом же и балтийском представлен реликтовыми местообитаниями. В другом месте (стр. 253) Герцог называет этот вид гляциально-субарктическим и подчеркивает, что его нужно отличать от аркто-альпийского, поскольку он принадлежит к группе широко распространенных циркумполярных субарктических видов и весьма скудно представлен в горах.

В своем распространении *M. longiseta* приурочена к области с бореальным климатом (Кеппен), в основном к бореальной зоне умеренного пояса, тогда как субарктика совпадает с тундровой геоботанической зоной (Григорьев, 1946). Следовательно, правильнее говорить о *M. longiseta* как о бореальном виде.

3. **Meesia uliginosa** Hedw. Sp. musc. (1801) 173; Jens. C. Skand. Bladmossfl. (1939) 63. — *Amblyodon uliginosum* Palis.-Beauv. Prodr. (1805) 41. — *Meesia trichodes* Spruce in Ann. Mag. Nat. Hist. ser. 2, III (1849) 369; Broth. Enumer. musc. Caucasi (1892) 14; Warnst. in Hedwgia, 54 (1913—1914) 72; Поле в Тр. Бот. сада, 33, 1 (1915) 55; Arnell in Ark. f. Botan. 15, 5 (1917) 53; Broth. Laubm. Fennosk. (1923) 345; Broth. Bryales in Engler Natür. Pflanzenfam. 10 (1924) 445; Malta in Acta Horti Botan Univ. Latv. 5 (1930) 133; Möller, Meesiaceae in Ark. f. Botan. 28A, 4 (1936) 58; Kabiersch in Hedwigia, 77 (1937) 134; Лазар. в Бот. журн. АН УРСР, II, 1 (1941) 74. — [*Meesia uliginosa* Hedw. Descr. I (1787) 1, tab. 1—2].

Icon.: Bryol. eur. IV (1836—1851) tab. 1 (308); Husnot, Muscol. Gall. I (1884—1890) tab. 72; Braithw. British Mossflora, II, 16 (1895) tab. 79A; Roth, Europ. Laubm. II (1905) tab. 23, fig. 7a—f; Warnst. Laubm. Brandenb. II (1906) 599, fig. 2c; Jens. Danmarks mos. II (1923) tab. 21; Broth. l. c. tab. 389E—F; Dix. et Jam. Stud. Handb. brit. mos. (1924) tab. 37E; Mönkem. Laubm. Europ. in Rabenh. Krypt.-Fl. (1927) tab. 117C; Grout, Moss-fl. North Amer. II, 3 (1935) tab. 64; Gams, Kryptogamenfl. Mitteleur. (1950) tab. 127, fig. 4.

Exs.: Broth. Bryoth. Fenn. n° 163; Broth. Musci Fenn. exs. n° 18; Girg. Laubm. Liv.-Ehst.-Kurl. n° 193; Girg. Laubm. Russ. Ostsee-Prov. n° 107; Mikut, Bryoth. Balt. n° 444.

Дернинки 1—4.5 см высоты, реже выше, густые, зеленые и желтозеленые, блестящие, внизу с фиолетово-красным бородавчатым ризоидным войлоком. Стебель прямой, кустисто-ветвистый и вилообразно ветвистый, 8-рядно облиственный, на поперечном разрезе округло-многоугольный. Кора однослойная, иногда не выражена, гиалодермис у старых стеблей бурый. Листья не низбегающие, вверх по стеблю более крупные; удлиненно-ланцетные до узко-языковидных, с широкой, тупо закругленной верхушкой или коротко заостренные, реже постепенно суживающиеся в острую или тупую верхушку, желобчатые, цельнокрайние и почти до верхушки с отвернутыми назад краями, 1—3.6 мм длины и 0.4—0.5 мм ширины. Влажные листья прямо отстоящие. Жилка мощная, очень широкая, $^2/_3$—$^1/_2$ основания листа, кончается пред верхушкой. Брюшные и спинные клетки мельче центральных. Клетки пластинки вверху листа почти квадратные, до прямоугольных, от 15 до 31 μ длины и от 9.3—12.4 μ ширины,

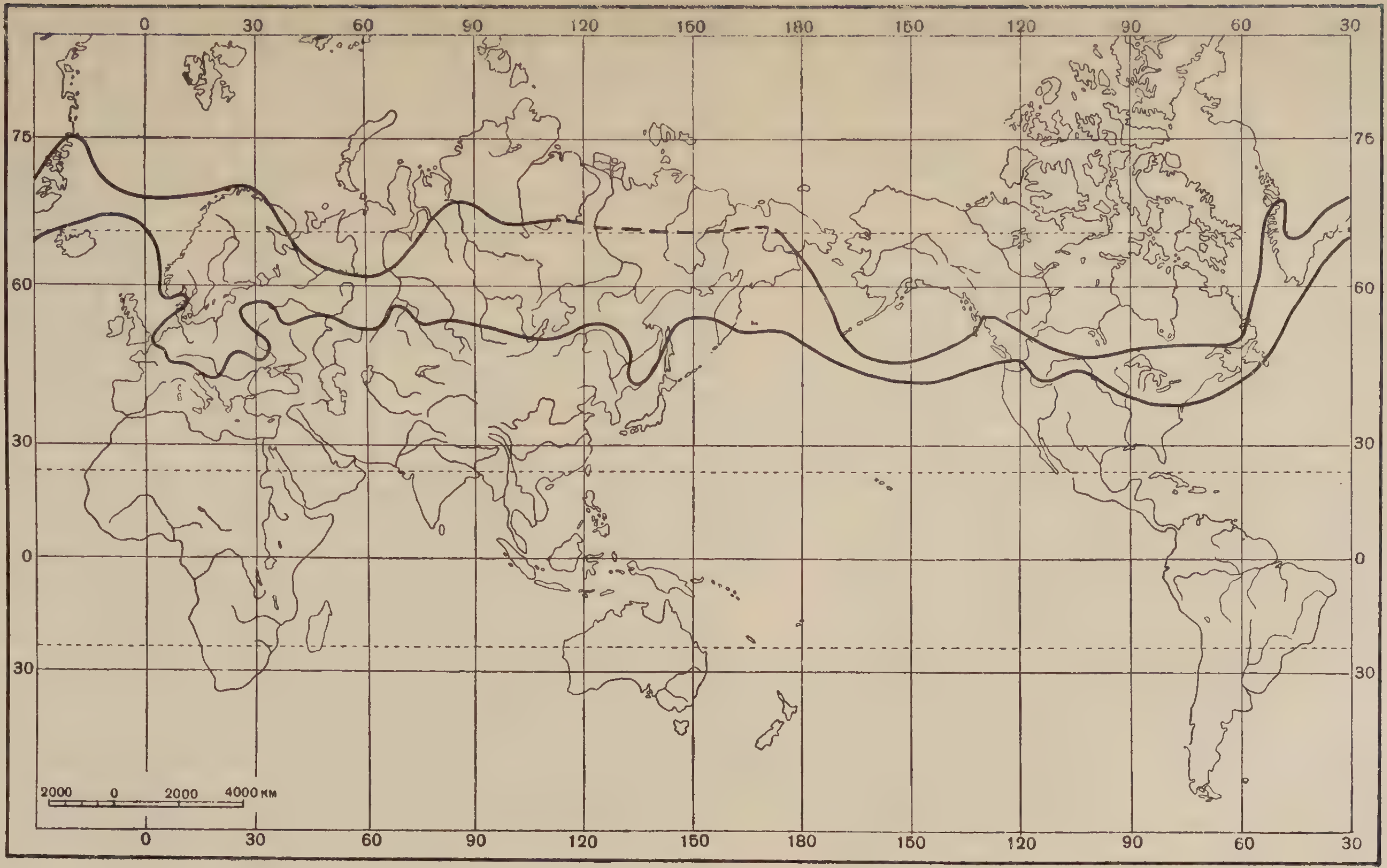


Рис. 26. Ареал *Meesia longiseta* Hedw.

толстостенные; в основании листа удлиненные, почти линейные, тонкостенные, 31—93 μ длины и 8.3—15.5 μ ширины. Многодомный (однодомный и двудомный). Андроцей почковидный, с желтыми булавовидными парафизами и многочисленными антеридиями. Перихециальные листья длиннее стеблевых и внизу шире (3—4 мм длины). Спорогоны одиночные. Ножка 1—8 см высоты, прямая, красная, блестящая, сухая — извитая. Коробочка с высокой спинкой, более или менее согнуто-грушевидная, с почти прямой шейкой, маленькая, 2—3.5 мм длины и 1—1.25 мм толщины, с узким устьем, желто-бурая. Экзотеций тонкий, кожистый. Крышечка маленькая, низкая, тупо коническая, реже с носиком. Колечко однорядное. Клетки экзотеция на брюшной стороне коробочки равно многоугольно-округлые, со слабыми утолщениями в углах, на спинной стороне более тонкостенные, прямоугольные. Вокруг устья 3—6 рядов желто-красных широких клеток. Зубцы наружного перистома желтые, разделенные, соединены лишь нежной пленкой, широко закругленные, с ясной срединной линией, от 0.124 до 0.14 мм высоты, примерно, $^1/_3$—$^1/_2$ высоты внутреннего перистома. Пластинки с очень тонкими поперечными штрихами. Отростки внутреннего перистома линейные, по спинной линии расщепленно-продырявленные, иногда внизу зияющие, от 0.31 до 0.34—0.4 мм высоты. Основная перепонка очень низкая. Споры от 31 до 46 μ, редко до 56 μ. Созревание в VI—VII, в горах — в VII—VIII. Описан из Германии. (Рис. 27—29).

ОПИСАНИЕ

Морфология гаметофита. Растение образует густые, довольно высокие дернинки, зеленые или желто-зеленые, книзу бурые, с фиолетово-красным бородавчатым ризоидным войлоком, слабо блестящие. Стебли прямые, вилообразно разветвленные, реже моноподиально или кустисто разветвленные. В пазухах верхних листьев 2—3-клеточные булавовидные волоски. Облиствен стебель 8-рядно. Многолетний. Листья не низбегающие, влажные — прямо отстоящие, сухие — прижатые, в верхней части стебля крупнее, чем в нижней. Форма листа сильно варьирует: верхние листья из слабо расширенного основания линейно-ланцетно-языковидные, нижние ланцетные (рис. 27, *1*). Верхушка листа тупая, широко закругленная, реже заостренная. Все листья желобчатые, с цельными, завороченными назад до верхушки краями. Жилка широкая, в основании листа выполняет почти $^2/_3$ его и делается более плоской, кверху суживается, кончается пред верхушкой листа (рис. 27, *2*). Поверхность листа гладкая, слабо блестящая. Многодомный; то двуполые, то архегонии и антеридии на разных побегах одного и того же растения. Андроцей широко почковидный, с булавовидными парафизами, шестилистный. Перигониальные листья овально-ланцетные, тупые. Гинецей трехлистный, архегонии и нитевидные парафизы немногочисленные. В случае двуполости архегонии, антеридии и парафизы малочисленные. Нитевидные парафизы развиваются часто только после сформирования спорогона. Это явление и его биология отмечались уже мною у *Paludella squarrosa*. Перихециальные листья крупнее стеблевых, с широким основанием. Растение обычно спороносящее, очень редко стерильное, наличие архегониев и антеридиев на одном и том же растении благоприятствует оплодотворению.

Морфология спорофита. Спорогоны верхушечные, по одному из перихеция. Ножка тонкая, красная, извитая, основание ее окружено цилиндрическим влагальцем. Коробочка из прямой шейки

согнуто-грушевидная, тонкокожистая (рис. 28, *1*). Молодая коробочка зеленая, созревшая — бурая или красно-бурая. Крышечка маленькая, коническая, тупая, носик красный, сухой — вдавленный. Колпачок обычно прикрывает только очень молодую коробочку, при ее росте быстро спадает.

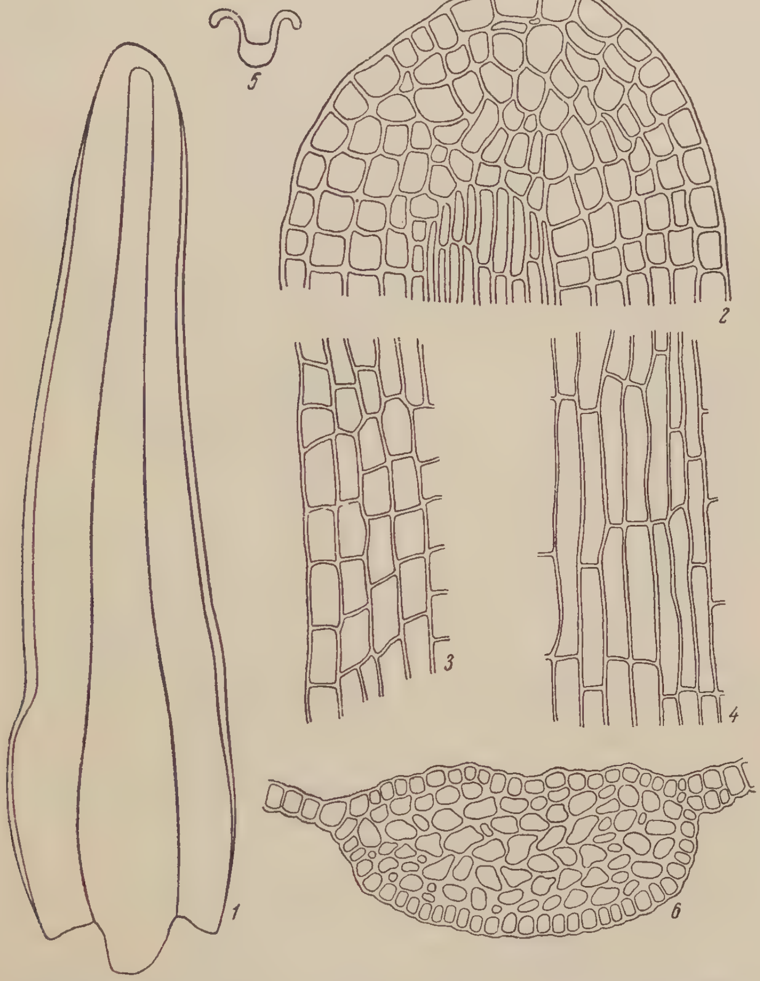


Рис. 27. *Meesia uliginosa* Hedw. *1* — лист; *2* — верхушка листа; *3* — клетки края в верхней части листа; *4* — клетки основания листа; *5* — поперечный разрез листа в верхней части (мал. увел.); *6* — поперечный разрез через жилку в нижней части листа. (Ориг.).

Анатомия гаметофита. Стебель в поперечном разрезе округло-пятигранный. Снаружи однослойный гиалодермис, иногда непосредственно граничащий с основной тканью, иногда отделенный от нее одним слоем коры из склеренхимных клеток. Основная ткань хорошо развита, образована она, как и у других видов рода *Meesia*, из слабо утолщенных в углах с большими просветами и тонкими оболочками клеток. Центральный пучок маленький, мелкоклеточный, бесцветный. Клетки в верхней части листа коротко прямоугольные и квадратные,

с утолщенными оболочками (рис. 27, *2*, *3*), на поперечном разрезе клетки слабо выпуклые. Клетки основания листа удлиненные до линейных, тонкостенные (рис. 27, *4*). Жилка выступает на нижней стороне листа (рис. 27, *5*), состоит она из крупных с утолщенными оболочками стереидных клеток и более мелких тонкостенных брюшных и спинных клеток (рис. 27, *6*).

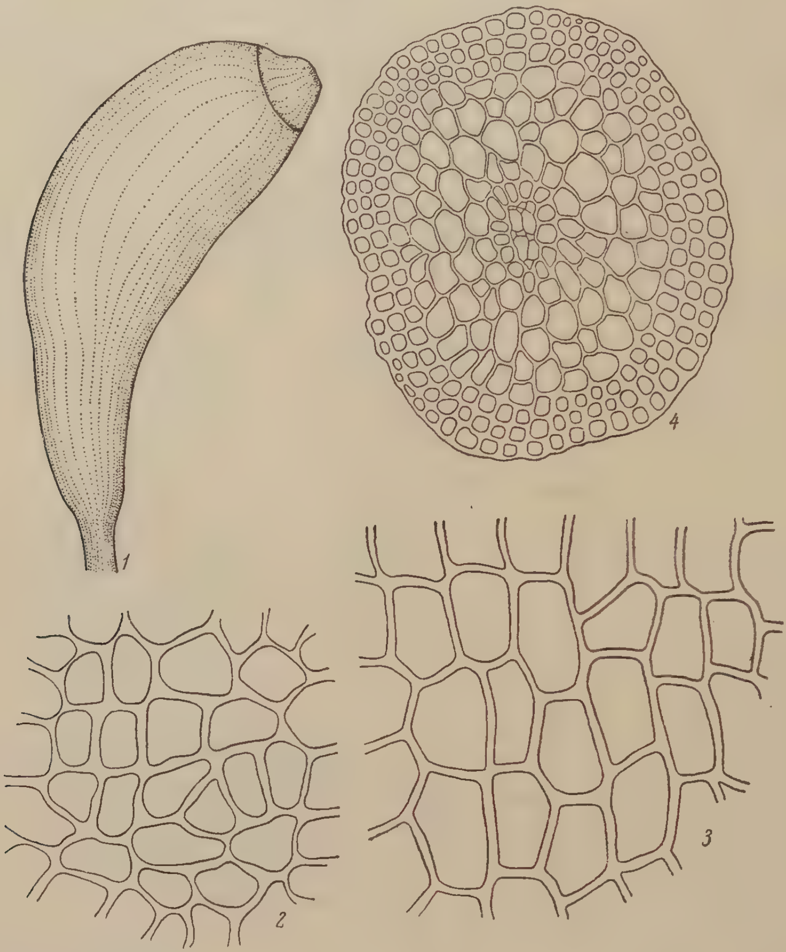


Рис. 28. *Meesia uliginosa* Hedw. *1* — закрытая коробочка; *2* — клетки экзотеция с брюшной стороны коробочки; *3* — клетки экзотеция со спинной стороны коробочки; *4* — поперечный разрез ножки. (Ориг.).

Анатомия спорофита. Ножка с хорошо выраженной корой, из мелких толстостенных клеток с малыми просветами, оболочка их окрашена в красно-бурый цвет. Непосредственно за корой — основная ткань из тонкостенных клеток с большими просветами и тонкими оболочками, слабо утолщенными в углах; центральный пучок небольшой, окружен гадромным влагалищем из одного ряда утолщенных клеток (рис. 28, *4*). В области шейки имеются ассимиляционная ткань и устьица. Клетки экзотеция с брюшной стороны коробочки округло пяти- и шестисторонние,

толстостенные; со спинной стороны более тонкостенные, прямоугольные (рис. 28, *2*, *3*). Вокруг устья около 6 рядов широких плоских клеток. Колечко однорядное, разрушающееся и тогда остающееся в виде отдельных клеток то на коробочке, то на крышечке. Перистом двойной, желтый (рис. 29, *1*). Зубцы наружного перистома короткие, тупые, ланцетные, не соединены друг с другом, только связаны нежной бесцветной пленкой, много короче внутреннего перистома. Вверху по спинной линии они часто продырявленные; пластинки зубцов с тончайшей поперечной исчерчен-

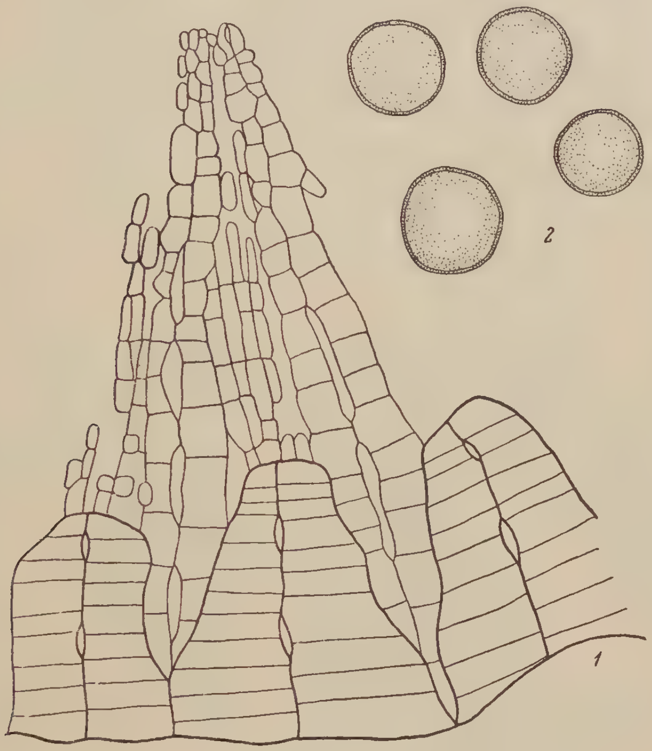


Рис. 29. *Meesia uliginosa* Hedw.
1 — часть перистома; *2* — споры. (Ориг.).

ностью — штрихами. Внутренний перистом желтый, отростки его линейные, тупые, по краю лопастные, извилистые, по средней линии — килевой — разорванно продырявленные. Основная перепонка низкая. Реснички только в виде боковых продольных привесков у отростков, в форме удлиненных палочек. Споры желто-бурые, тонко папиллозные (рис. 29, *2*).

Тератология. На интересное явление в развитии коробочки у *M. uliginosa* указывает Гиёрффи (Györffy, 1934). Он приводит два случая аномального развития спорофита у этого мха из Высоких Татр. В первом случае им наблюдались две клейстокарпных коробочки (рис. 30, *1—3*), а во втором — развитие на одной ножке двух коробочек с самостоятельными шейками (рис. 30, *4—8*). Ранее на аномалию, сходную с последней, указывал уже Фельнер (Fehlner, 1882, стр. 185), к сожалению, у него не приведено рисунков. В его описании обе коробочки с нормально развитыми крышечками и перистомами имели общую шейку и ножку.

Meesia uliginosa Hedw. var. **minor** (Brid.) Hag. . K.N.V. Selsk. Skr. (1908) n° 9; Jens. C. Skand. Bladmossfl. (1939) 63. — *Meesia minor* Brid. Muscolog. recentiorum, II, 3 (1803) 168. — *Meesia uliginosa* var. *minor* Schwaegr. in Hedw. Sp. musc. frond. descr. Suppl. I, I, 2 (1811) 82.— *Bryum trichodes* var. *minor* Drumm. Musci Americ exs. I (1828), n° 246.—

Рис. 30. *Meesia uliginosa* Hedw. *1* — разрез через клейстокарпную коробочку (мал. увел.) (*sp* — материнские клетки спор; *cl* — колонка; *st* — устьица; *np* — губчатая паренхима; *cs* — центральный пучок); *2* — разрез через верхнюю часть клейстокарпной коробочки; *3* — утолщенные клетки верха коробочки; *4* — две одинаково развитые коробочки на одной ножке; *5*—*7* — две коробочки разного размера на одной ножке; *8* — крышечка меньшей коробочки. (По Гиёрффи).

Meesia trichodes var. *minor* Moeller in Förteckn. Skand. växter utgif. af Lunds bot. förening. Mossor (1907) 33.

I c o n.: Brid. l. c. tab. II, f. 13; Bryol. eur. IV (1836—1851) tab. 1 (308) fig. 1—4; Warnst. Laubm. Brandenb. II (1906) 599, f. 2c**; Herz. Geographie der Moose (1926) 255, f. 98a²; Amann, Bryogéographie d. l. Suisse (1928) tab. XVII, f. 1.

E x s. Berggr. Musci Spetsberg, n° 88; Drumm. Musci Bor. Americ. n° 246; Funck, Deutsch. Moose, tab. 28, n° 2; Husnot, Musci Gall. n° 236.

Дернинки очень плотные, низкие, около 1 см высоты. Стебель и ветви очень короткие. Листья плотно прилегающие к стеблю, черепича-

тые, жесткие, прямые, короткие, узко ланцетно-линейные. Жилка очень толстая, почти выходящая. Ножка около 1 см длины. Коробочка маленькая, короткая и толстая. Перистом 0.20 мм высоты. (Рис. 31).

Распространение. Аркт. (Гренландия), Сканд. (Финляндия, Швеция, Норвегия), СССР (Кольский полуостров), Зап. Европа, Сев. Америка.

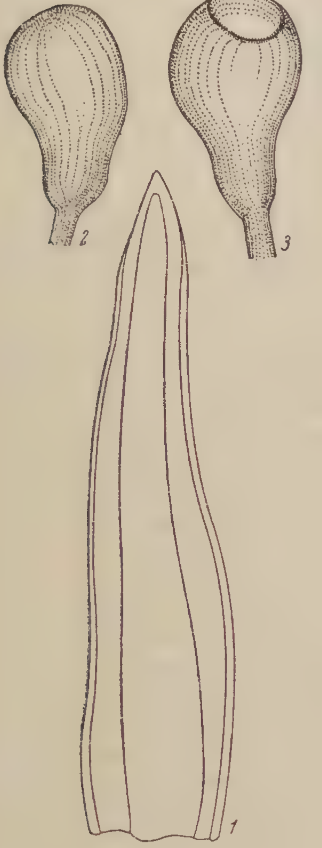


Рис. 31. *Meesia uliginosa* Hedw. var. *minor* (Brid.) Hag. *1* — лист; *2*, *3* — коробочки. (Ориг.).

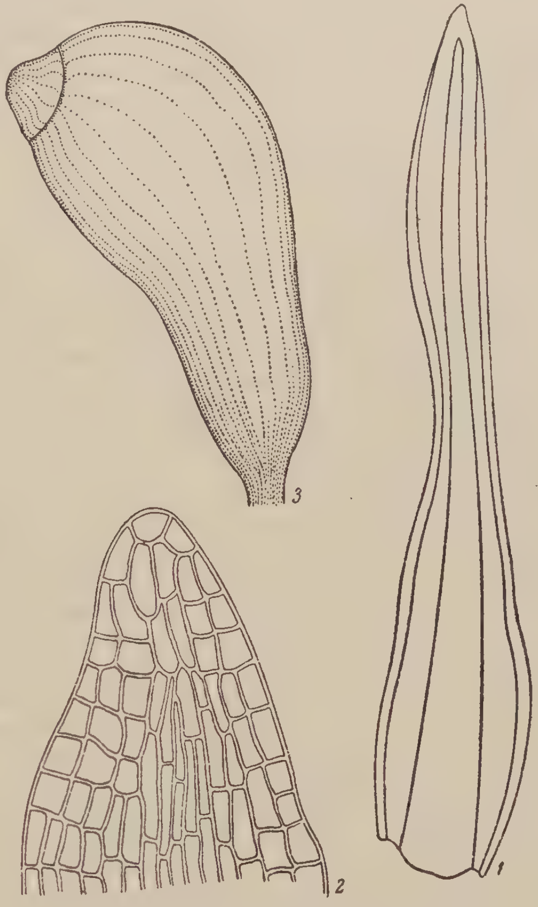


Рис. 32. *Meesia uliginosa* Hedw. var. *angustifolia* Brid. *1* — лист; *2* — верхушка листа; *3* — закрытая коробочка. (Ориг.).

Meesia uliginosa Hedw. var. **angustifolia** (Brid.) C. Jens. Skand. Bladmossfl. (1939) 63. — *Meesia angustifolia* Brid. Bryol. univer. II (1827) 62. — *Meesia uliginosa* c. *angustifolia* Rabenhorst, Deutschland. Krypt.-Fl. II, 3 (1848) 195. — *Meesia trichodes* var. *alpina* Limpr. in Rabenh. Krypt.-Fl. IV, 2, 21 (1893) 508. — *Meesia trichodes* var. *angustifolia* Hagen, Forarbejder til en norsk. Lòvmosflora, n° 9 (1909) 13.

Icon.: Bryol. eur. IV (1836—51) tab. 1 (308) f. 1—3; Warnst. Laubm. Brandenb. II (1906) 599 f. 2c*; Herzog, Geographie der Moose (1926) 255, f. 98 a¹; Amann, Bryogéographie d. l. Suisse (1928) tab. XVII, f. 2.

E x s.: Drumm. Musci Bor.-Amer. n° 245; Husnot, Musci Gall. n° 235; Rabenh. Bryol. eur. n° 440.

Дернинки плотные, 3—4 см высоты. Листья жесткие, всесторонне отстоящие, длинные, узкие, постепенно суживающиеся, чаще заостренные, реже тупые, ланцетно-линейные, в сухом состоянии обычно скрученные. Ножка 3—4 см высоты, коробочка короткая и толстая. Наружный перистом красно-желтый. (Рис. 32).

Эта разновидность включает в себя и var. *longifolia* Podp. v. n. [Veröff. des Geobot. Inst. Rübel in Zürich, I (1924) 253—254], которую нет основания возводить в ранг самостоятельной.

Приведенная для Высоких Татр var. *uliginosa* Györffy in Folia Cryptogamica, I, 1 (1924) 331 не имеет описания, поэтому не известно, что автор понимал под этой разновидностью.

ЭКОЛОГИЯ

В топях и на торфяных болотах, по берегам ручьев, озер, на орошаемых скалах, на влажном песке морского побережья и на влажных торфяных лугах. В равнинной части и южном поясе гор рассеянно, в горах до 2800—3100 м над ур. м., идет далеко в Арктику.

M. uliginosa является аркто-альпийским видом, приуроченным в основном к местам с постоянным увлажнением. Селится она не только на открытых местах — на болотах, торфянистых лугах, увлажняемых скалах, но заходит и в лес, встречаясь там преимущественно на слабо затененных местах. Этот вид несомненно принадлежит к группе гигрофитов, однако амплитуда условий его произрастания довольно широка. Он растет на низинных и переходных болотах, в моховой тундре, иногда на периодически затапливаемых островах в устье Енисея (Линдберг и Арнелль, 1890), в горах на ключевых болотах, увлажняемых скалах и влажных осыпях, но между тем встречается и на сухих песчаных скалах, например, в окрестностях Тарту (Малта, 1930), а иногда в еловом лесу на более сухих местах (Федченко и Мосолов, 1900) и на сухих бугристых тундрах. На болотах он растет в разных условиях увлажнения: на кочках и в западинках, как и в моховой тундре, его местообитания неоднородны. Субстрат, на котором встречается *M. uliginosa*, весьма разнообразен. На равнине это преимущественно торфянистые почвы. Для Прибалтики указывается местонахождение на песчаной почве (Малта, 1930; Bryoth. Balt., n° 444). В горах, нередко у ключей, на почве, богатой известью, на наносной почве в трещинах скал или на влажных доломитовых и известняковых скалах, на сланцевом плитняке (Юго-Осетия). Интересными и редкими случаями является произрастание его на гнилых пнях и стволах упавших деревьев, на гнилой древесине (Линдберг и Арнелль, 1890; Ивановский, 1913).

Сравнивая условия обитания некоторых видов в лесной зоне и в альпийском поясе Фенноскандии, Котилайнен (Kotilainen, 1927—1929) подчеркивает интересное явление переселения видов, обычно растущих на торфянистых почвах, на минеральные почвы альпийского пояса. Таким образом, *M. uliginosa* не представляет особого исключения. Существенным является и другой вывод этого же автора, что сходные условия местообитания не всегда означают узкую связь со свойствами почв, но прежде всего сходную амплитуду изменчивости местообитаний. К этому можно прибавить, что в однотипных эдафических условиях, при ином географическом положении, могут создаваться совершенно другие условия существования уже благодаря только разной экспозиции, высоте, крутизне

склона и т. д. В отношении химизма почвы Аманн (Amann, 1912, ст. 255) характеризует M. *uliginosa* как вид, предпочитающий кальцефильные или индиферентные условия среды. По Анинису и Лацису (1935), pH почвы колеблется в пределах 5.6—8.5 и, исходя из этого, они определяют этот вид как basihypoacidophilous или hypoacidobasiphilous.

M. uliginosa сравнительно с другими видами этого рода имеет более широкую экологическую амплитуду как в отношении влажности, состава почвы, так и еще больше в отношении реакции почвы. Это разнообразие условий существования, а также, видимо, пластичность вида обусловливают большую изменчивость его анатомо-морфологических признаков (и существование серии близких к ней видов). Древность вида, отчетливо выраженная в дизъюнктивном биполярном ареале, способствовала закреплению этой изменчивости в строении гаметофита и спорофита у обособившихся близко родственных к ней видов южного полушария. Изменчивость гаметофита проявляется главным образом в изменениях длины, заостренности и формы листьев, а также в высоте и плотности дернинки, а у спорофита — в величине и форме коробочки и в длине ножки. Существует целый ряд переходных форм, связывающих тип с описанными разновидностями, на что указывают авторы «Bryologia europaea» (1836—1851). Однако крайние формы хорошо отличаются от типа. Обычно разновидности var. *minor* и var. *angustifolia* встречаются на крайнем севере и высоко в горах, гораздо реже в бореальной зоне. Линдберг (1890) указывает, что на сухих местах в тундре гаметофит редуцирует сильнее плодущей части мха. Экземпляры из лесной зоны нередко обнаруживают хорошо развитые и вегетативные и генеративные части. Вследствие этого они по своему облику напоминают *M. longiseta*, что, видимо, явилось источником ошибки Бротеруса при определении сборов Кузеневой и Прохорова из Амурской области, бассейна р. Зеи. Экземпляры за номерами 256 и 152 в работе Бротеруса, Кузеневой и Прохорова (1916, стр. 33) следует считать не *M. longiseta*, а *M. uliginosa*. В горных частях ареала разновидности встречаются в более засушливых условиях: на наносной почве в трещинах скал, на каменистых местах, на известняковых и известьсодержащих горных породах.

M. uliginosa не является эдификатором фитоценозов, чаще это ассектатор низинных и переходных болот. Ее ценотическая роль повышается на ключевых болотах, в скальных группировках и в горной тундре, в ложбинах долин и понижениях перевалов на горных болотах (Городков, 1926), где она выступает как содоминант. На равнине она чаще участвует в евтрофно-гипновых и мезотрофно-сфагновых группировках, в последнем случае нередко со *Sphagnum Warnstorfii*. На верховых болотах нахождения ее единичны — Кольский полуостров, (Салазкин, Самбук и др., 1936).

Состав сопутствующих ей видов значительно меняется на разных субстратах и в разных условиях увлажнения. На более влажных местах она встречается с *Campylium stellatum*, *Catoscopium nigritum*, *Fissidens adiantoides* (ключевые болота, Юго-Осетия); на низинных болотах с *Drepanocladus exannulatus*, *D. revolvens* (Хибины); с *Drepanocladus intermedius*, *D. revolvens*, *Campylium stellatum* (Урал, Саяны); с *Calliergonella cuspidata*, *Drepanocladus aduncus* (Сибирь, Тобольск, Забайкалье); с *Meesia longiseta*, *Paludella squarrosa* (Винницкая обл.). В более сухих условиях, в моховой тундре, в альпийской зоне (Западная Сибирь, Терский район) встречается с *Drepanocladus uncinatus*, *Ditrichum flexicaule*, *Oncophorus virens*, *Distichium capillaceum*, иногда на оползневых обнажениях с *Pressia quadrata*.

ГЕОГРАФИЯ

Распространение в СССР. Аркт.: Аркт. Евр. (ряд местонахождений), Н. Зем. (о. Вайгач, Н. Земля); Аркт. Сиб. (рассеянно до Таймырского полуострова), Чук. (зал. Кониам); Европ. ч.: Кар.-Лапл. (ряд местонахождений), Дв.-Печ., Прибалт. (Эстонская ССР, Латвийская ССР, Литовская ССР), Лад.-Ильм. (несколько местонахождений), Верх.-Волж. (окр. Москвы, окр. Можайска, окр. Владимира), Волж.-Кам. (в районе г. Соликамска), Верх.-Днепр. (окр. Минска, Белорусско-Литовская возвышенность в районе оз. Нароч мест. Спягла), Сред.-Днепр. (по р. Згар, окр. г Литина), Урал (Биссерта); Кавказ: Предкавк., Вост. Закавк. (несколько местонахождений), Зап. Закавк.; Зап. Сиб.: Обск., Алт.; Вост. Сиб.: Енис., Лен.-Кол., Анг.-Саян., Даур.; Дальн. Восток: Камч., Зее-Бур., Уссур. (Рис. 33).

Общее распространение. Аркт. (Шпицберген, Гренландия, арктическая Сев. Америка), Исл., Сканд.; Ср. Евр. (Польша, Чехословакия, Германия, Австрия, Швейцария), Атл. Евр. (Великобритания, Нидерланды, Бельгия, Франция), Балк. (Болгария, Югославия), Монг. (оз. Косогол), Гим. (Сикким), Сев. Амер. (Канада и США), Южн. Амер. (Огненная Земля). (Рис. 34).

Местонахождения этого вида в пределах СССР многочисленные, с преобладающей приуроченностью к арктической зоне и к горам. Только в Европейской части СССР вид далеко заходит на равнину. Просматривая указания о встречаемости *M. uliginosa* вне СССР, мы обнаруживаем ту же закономерность в распространении — относительно незначительное захождение на равнину. При этом ее равнинные местонахождения связаны с местностями, испытавшими воздействие ледникового периода или в форме непосредственного оледенения, или в виде преобразующего влияния на растительность смежных с ледником районов. Эти особенности слабее выявлены в Америке и более четко очерчены в Западной Европе, где на равнинных болотах этот вид сохраняется как реликт ледникового времени. Торфяные болота благодаря свойственному им более холодному микроклимату служат местами сохранения арктических растений (Вульф, 1932, стр. 65). Равнинные местонахождения Западной Европы смыкаются со сходными местообитаниями *M. uliginosa* на Европейской территории СССР. В равнинной части Сибири вид почти отсутствует. Вероятно, объяснение этому нужно искать в различных размерах оледенения Европы и Азии. Отчасти причины скудности указаний для Восточной Азии скрываются в слабой изученности бриофлоры этой территории.

Северная граница распространения *M. uliginosa* намечается, исходя из следующих местонахождений: Земля Элесмира (Арктический архипелаг Сев. Америки) — 79° с. ш.; Гренландия — около 70° с. ш.; Шпицберген — 80° с. ш.; Норвегия — 70°20′ с. ш.; в Швеции — до 69°; в СССР на Новой Земле — около 75° с. ш.; арктическая территория Енисея — 74°; район Таймырского озера на полуострове Таймыр — 75°; устье Лены — 72° и на Чукотском полуострове в пределах северного полярного круга. Южная граница ориентировочно проходит через штат Нью-Иорк в Северной Америке, в Европе — через Пиренеи — 43°, Кавказ — 42°, горы Восточной Азии, примерно 50° с. ш., в районе Владивостока — 45° с. ш., т. е. по существу южная граница лежит в пределах горных стран.

Обособленным является местонахождение этого вида в Гималаях, в районе Сиккима. Это изолированное местонахождение можно пред-

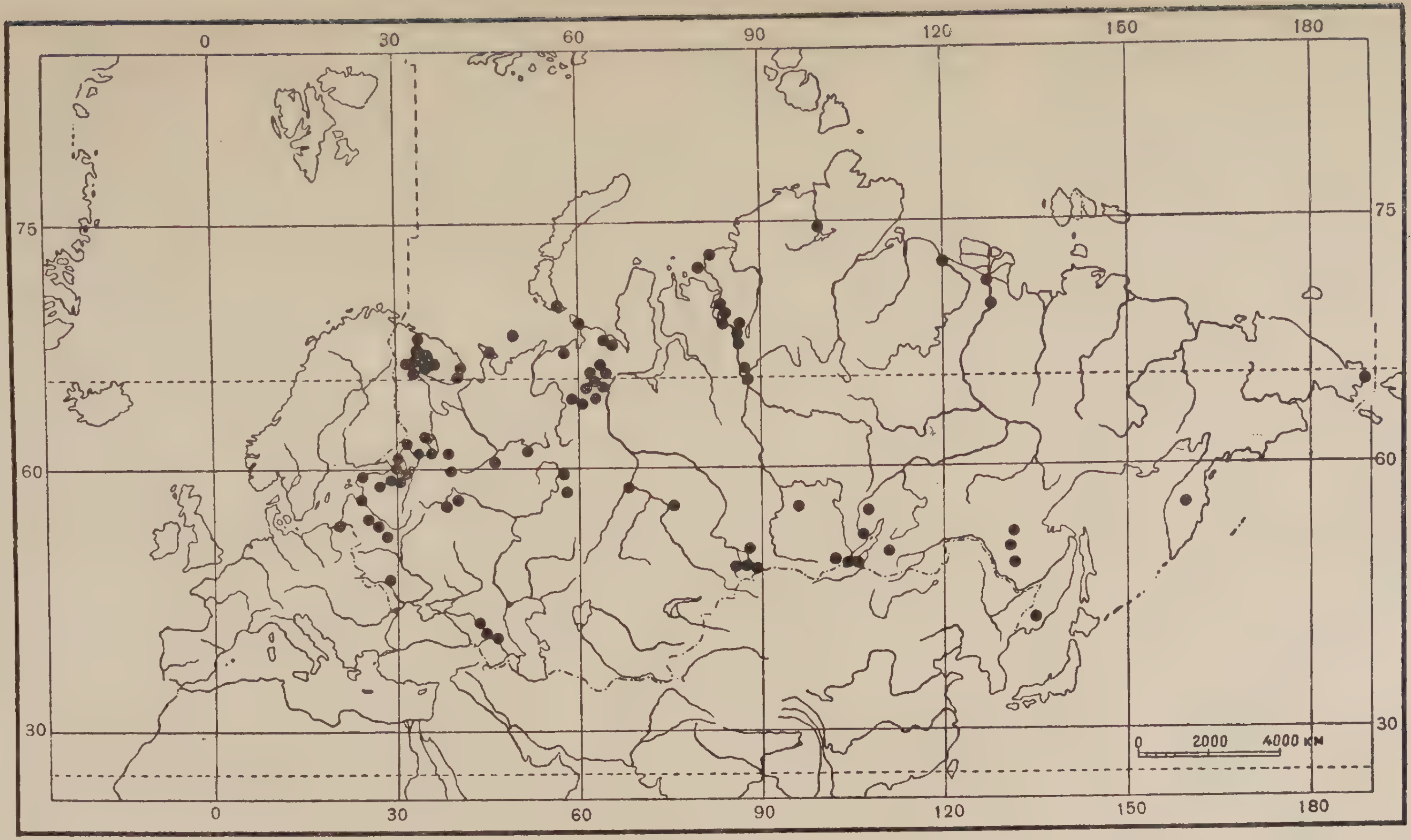


Рис. 33. Распространение *Meesia uliginosa* Hedw. в СССР.

полагать, согласно Вульфу (1944, стр. 308—309), на примере цветковых, как результат ледниковой миграции.

M. uliginosa — единственный вид рода, который, кроме северного полушария, встречается на южной оконечности Южной Америки — на Огненной Земле. Относительно условий его обитания в этой местности данные весьма ограничены; известно, что он был собран на болотном лугу и на альпийском лугу.

Высотное распространение этого вида может быть охарактеризовано следующим образом: в восточной части Гренландии найден на высоте 620 м; в Исландии чаще встречается на равнине, но подымается и в горы до 500—600 м; в Норвегии — во всей альпийской области кроме прибрежных районов, от 150—200 м над ур. м. до альпийского пояса; в Швеции растет преимущественно в горах до 800 м над ур. м.; в Альпах — от 400—500 до 2800—3100 м над ур. м., для Карпат указывается с 1780 м; на Кавказе, в Юго-Осетии, чаще на высоте 2400—2500 м, но поднимается и до 2900 м над ур. м.

Таким образом, *M. uliginosa* обладает биполярным ареалом. В южном полушарии ареал ее носит подчиненный — островной характер, тогда как главная часть ареала расположена в Голарктисе. Очевидно, и родина его лежит в пределах Голарктиса. Можно предполагать, что это северо-восток Азии — северо-запад Америки. Экологически это континентальный вид, тогда как в географическом отношении он принадлежит к аркто-альпийскому элементу. Однако распространение его в Европе, несомненно в результате ледникового периода, позволяет Котилайнену (Kotilainen, 1929) причислить его к группе аркто-бореальных видов. Что касается нахождений *M. uliginosa* в горах Европы и Кавказа, то их можно понимать двояко: или связывать с ледниковыми миграциями или рассматривать как остатки доледникового ареала. Аркто-альпийская дизъюнкция ясно выражена только в пределах Азии, тогда как в Америке она скрыта из-за меридионального расположения горных систем, а в Европе уничтожена в результате послеледниковых миграций.

4. **Meesia hexasticha** (Funck) Moenk., Laubm. Europ. in Rabenh. Krypt.-Fl. 2 (1927) 572; Grout, Moss-Fl. North Amer. II, 3 (1935) 182; Gams, Kryptogamenfl. Mitteleur. (1950) 127. — *Diplocomium hexastichum* Funck, Moost. (1820) 43. — *Meesia hexagona* Albert. Mscr. in Brid. Bryol. univ. II (1827) 68. — *Meesia Albertinii*, Bryol. europ. 10 (1841) 7; Warnst. in Hedwigia, 54 (1913) 73; Broth in Engler Natür. Pflanzenfam. 10 (1924) 445. — *Meesia hexasticha* Moenk. Laubm. Europ. in Rabenh. Krypt.-Fl. (1927) 572; Kabiersch in Hedwigia, 77 (1937) 134.

Icon.: Funck., l. c. tab. 27; Bryol. eur. l. c. tab. 3 (310); Husnot, Muscol. Gall. I (1884—90) tab. 72; Roth, Europ. Laubm. II (1905) tab. 23, fig. 4a—e; Warnst. Laubm. Brandenb. II (1906) 599, fig. 2b, p; Grout, l. c. tab. 64.

Exs.: Girg. Laubm. Liv.-Ehst-Kurl. n° 195.

Дернинки 2—6 см высоты, рыхлые, зеленые или желто-зеленые, книзу буреющие, с бородавчатым ризоидным войлоком. Стебель прямой, более или менее кустистый или вильчатый, пятирядно облиственный, на поперечном разрезе тупо трех-пятиугольный. Кора одно-двухслойная, гиалодермис развит. Листья низбегающие, из удлиненно-овального основания ланцетные, постепенно переходящие в туповатую верхушку, 1.5—3 мм длины и 0.4—0.6 мм ширины, килеватые. Края листа отвернуты вплоть до верхушки листа, там иногда неясно зубчатые. Жилка занимает $^1/_5$ основания листа, исчезает перед верхушкой листа. Спинные и брюш-

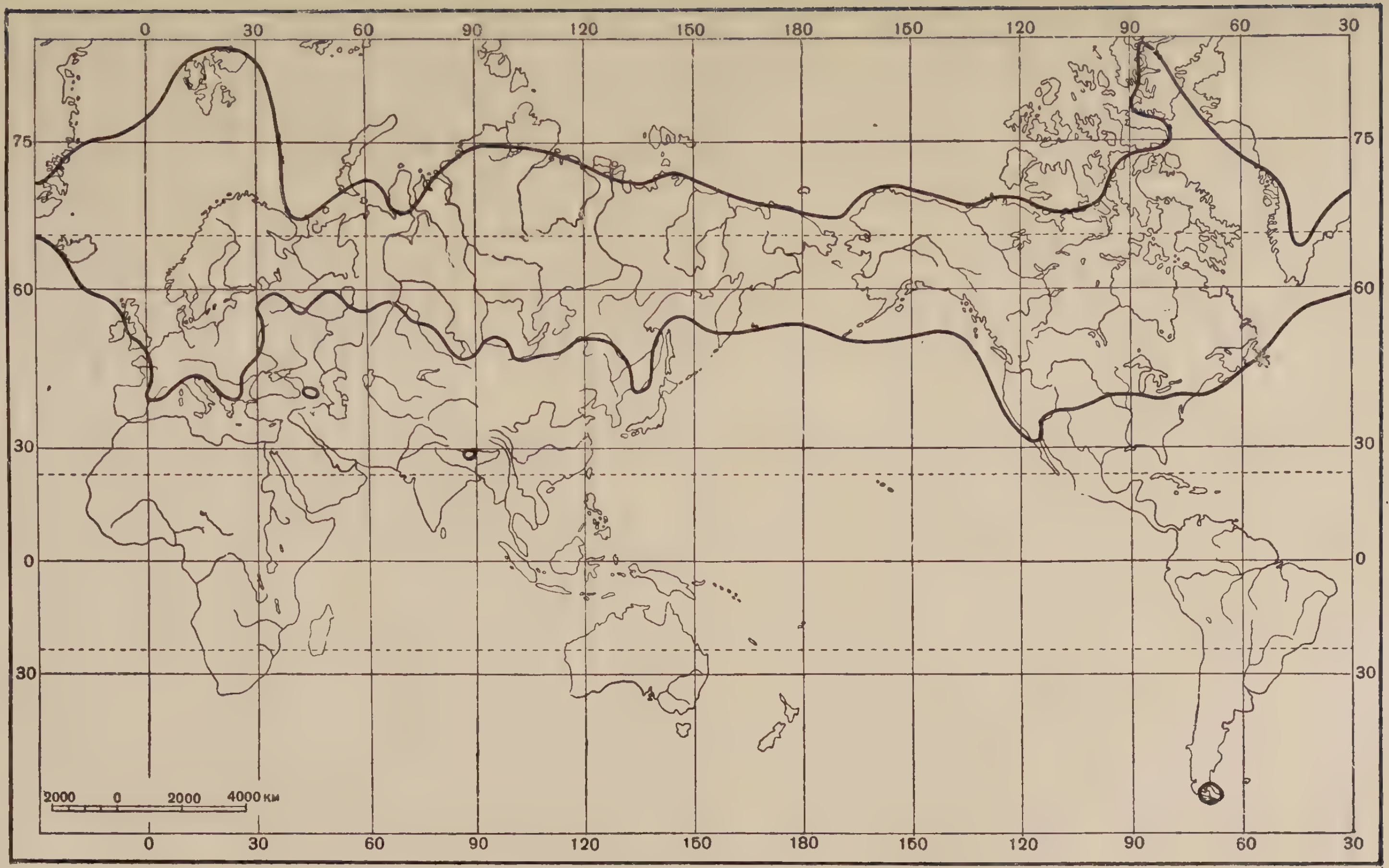


Рис. 34. Ареал *Meesia uliginosa* Hedw.

ные клетки ясно выраженные, внутренние клетки стереидные. Клетки пластинки листа коротко прямоугольные, широкие, почти квадратные в середине листа 12.4—30 μ длины и 12.4—15.5 μ ширины или при той же ширине несколько длиннее, к основанию удлиненно-прямоугольные, 31—62 μ длины и 12.4—21 μ ширины; все клетки гладкие. Однодомный. Андроцей почковидный на верхушке боковых ветвей, антеридии и булавовидные парафизы многочисленные. Перигониальные листья из широкого основания овально-ланцетные, 2 мм длины и 0.73 мм ширины. Перихециальные сходны с близлежащими стеблевыми, однако крупнее их, 5 мм длины и около 1 мм ширины. Ножка прямая, красная, 3—8 см высоты. Коробочка с длинной шейкой, яйцевидно-удлиненная, короткая, толстая 2—4 мм длины и 1—1.25 мм толщины. Крышечка низкая, тупая, коническая. Колечко однорядное, мелкоклеточное. Клетки экзотеция сходны с таковыми у *M. uliginosa*. Перистом 0.30—0.40 мм высоты. Зубцы экзостома нежные, бледные, неразделенные, только 0.08—0.10 мм высоты, пластинок 3—6, снаружи они с нежной поперечной штриховатостью. Отростки внутреннего перистома золотисто-желтые, узко линейные, продырявленные, на низкой (0.07 мм высоты) основной перепонке. Продолжение ресничек в виде длинных палочек. Споры желто-бурые, округлые, нежно папиллозные, 35—45 и 53 μ. Созревание в конце V, начале VI. Описан из Германии. (Рис. 35—38).

ОПИСАНИЕ

Морфология гаметофита. Растение образует рыхлые зеленые или желто-зеленые, книзу бурые дернинки, никогда не занимающие значительной площади, чаще же вкрапленные среди других мхов. Стебель прямой, кустисто или вильчато ветвистый, с бурым бородавчатым ризоидным войлоком. Листья на стебле пятирядно, удаленно расположенные, прямостоячие, сухие — немного согнутые. Верхние листья крупнее нижних, удлиненно-ланцетные, нижние — ланцетные. Все листья низбегающие, цельнокрайние, редко неясно зубчатые вверху, с отвернутыми до верхушки краями, тупые, иногда заостренные, килеватые или слабо желобчатые (рис. 35, *1*; 36, *1*). Жилка ясно отграниченная, не широкая, лишь в основании расширяется, становясь более плоской и занимает до $^1/_5$ основания листа; перед верхушкой листа исчезает (рис. 35, *2*), светлобурого или бурого цвета. Поверхность пластинки листа гладкая. Однодомный. Гинецей и андроцей верхушечные на разных побегах одного и того же растения. Андроцей почковидный, на верхушке боковых побегов, с многочисленными антеридиями и булавовидными парафизами (рис. 37, *1*) Перигониальные листья из широкого основания овально-ланцетные, тупые, внутренние перигониальные листья почти бесцветные, особенно их основание. Гинецей шестилистный, с прямоотстоящими перихециальными листьями, сходными с близлежащими стеблевыми, но значительно крупнее их, парафизы нитевидные.

Морфология спорофита. Спорогоны верхушечные, по одному из перихеция. Коробочка с прямой шейкой (до $^2/_3$ длины урночки), яйцевидно-удлиненная, слабо согнутая, с высокой спинкой (рис. 37, *2*), сухая и без спор — сильно согнутая, желто-бурая, впоследствии красно-бурая. Экзотеций кожистый. Крышечка коротко-коническая, с тупым сосочком, часто вдавленным внутрь. Колпачок капюшоновидный, спадающий. Ножка спорогона прямая, красная, сухая — закрученная в разные стороны. Влагальце яйцевидно-удлиненное. Растение многолетнее.

Анатомия гаметофита. Стебель на поперечном разрезе тупо трех-пятиугольный (рис. 38, *1*). Снаружи гиалодермис с тонкими наружными стенками клеток, за ним кора из 1—2 слоев склеренхимных клеток, сильно вытянутых в длину, толстостенных, с малыми просветами. Оболочки их окрашены в красно-бурый цвет. Основная ткань хорошо отграничена от коры, рыхлая, крупноклеточная. Оболочки ее клеток тонкие, лишь со слабыми утолщениями в углах клеток. Центральный пучок маленький, из мелких тонкостенных клеток-гидроидов. Листья прямо отстоящие. Клетки верхней части пластинки листа коротко прямоугольные, почти квадратные, с утолщенными оболочками (рис. 35, *3*); клетки в основании листа удлиненно-прямоугольные, тонкостенные, оболочки их желто-бурые (35, *4*). Клетки основания листа значительно короче и шире, чем у *M. uliginosa*. Рот (Roth 1905, 209) неверно указывает в диагнозе вида, что клетки в верхней части пластинки листа несколько колленхимно утолщенные. Кроме того, у него имеется несоответствие рисунка и описания: на рисунке клетки изображены с утолщенными стенками. Жилка с хорошо выраженными, широкими, тонкостенными брюшными и спинными клетками (брюшных часто два слоя), остальные клетки значительно мельче брюшных и спинных, с утолщенными окрашенными стенками и узкими просветами — стереидные (рис. 36, *2—5*).

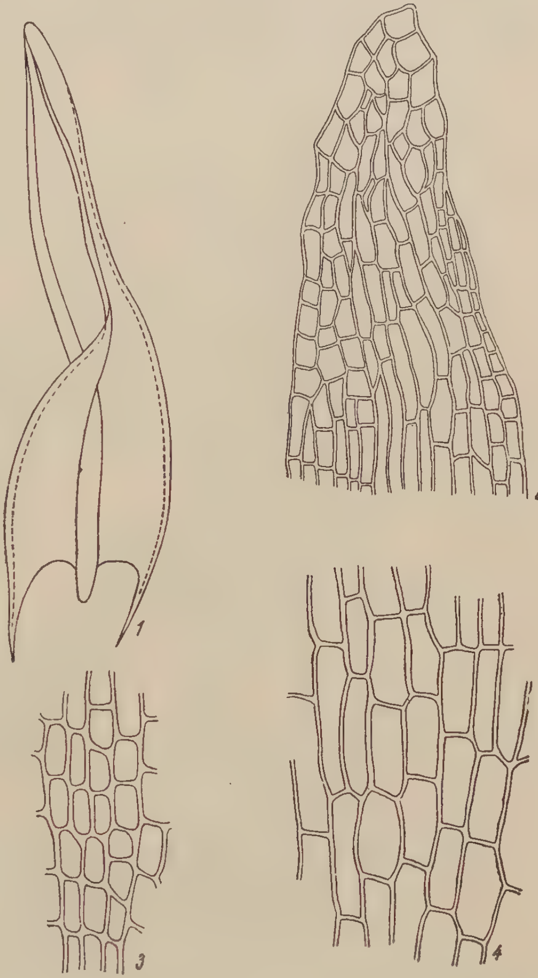


Рис. 35. *Meesia hexasticha* (Funck) Moenkem. *1* — лист; *2* — верхушка листа; *3* — клетки верхней части листа; *4* — клетки основания листа. (Ориг.).

Анатомия спорофита. На поперечном разрезе ножки мы видим ткани, сходные с тканями стебля, отсутствует только гиалодермис. Однако форма клеток тканей ножки значительно отличается от формы клеток стебля (рис. 38, *2*). В ножке имеется, кроме того, гадромное влагалище, отсутствующее в стебле. Ножка переходит в шейку, в последней находится ассимиляционная ткань, на поверхности шейки расположены поверхностные устьица, сосредоточенные главным образом в верхней части шейки (рис. 37, *5*). Экзотеций кожистый. На брюшной стороне коробочки

клетки экзотеция толстостенные, округло пяти-шестисторонние, а на спинной — более толстостенные, прямоугольные (рис. 37, *3*, *4*). По краю урночки несколько рядов широких плоских клеток (около 10). Устье коробочки окружено слабо выраженным одно-двух рядным мелкоклеточным кольцом. Перистом двойной, из 16 зубцов (рис. 38, *3*). Зубцы наружного перистома короче внутреннего, тупые, очень нежные, бледные, не разделены между собой, а почти по всей длине соединены друг с другом;

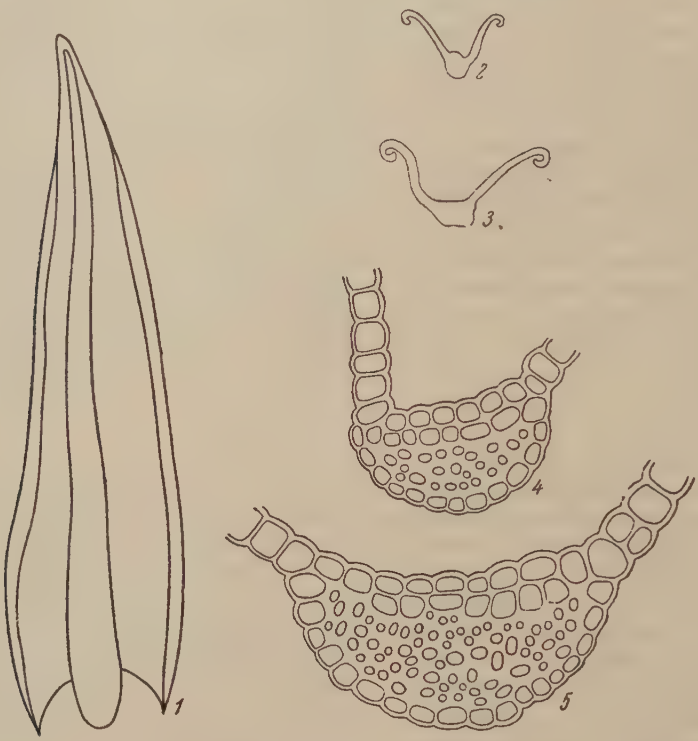


Рис. 36. *Meesia hexasticha* (Funck) Moenkem. *1* — лист; *2* — поперечный разрез в верхней части листа (мал. увел.); *3* — поперечный разрез в нижней части листа (мал. увел.); *4* — поперечный разрез через жилку в верхней части листа; *5* — поперечный разрез через жилку в нижней части листа. (Ориг.).

иногда по срединной линии щелевидно продырявленные. Варнсторф (Warnstorf, 1906, стр. 583) в диагнозе вида допускает ошибку, указывая, что зубцы внешнего перистома могут быть от бледных до желто-бурых. Его определение искажает основной диагностический признак, отличающий *M. hexasticha* от *M. uliginosa*: наличие бледных, бесцветных зубцов внешнего перистома. Пластинок в зубце 3—6, слабо отграниченных друг от друга, снаружи поперечно, тонко штриховатых. Отростки внутреннего перистома узко линейные, темножелтые, продырявленные, на очень низкой основной перепонке. Реснички короткие, продолжаются вверх в виде удлиненных палочек. Споры крупные, желто-бурые, тонко папиллозные (рис. 37, *6*).

Примечание. Функ и Альбертини (Funck, 1820; Albertini, in Bridel, 1827) ошибочно считали расположение листьев на стебле описываемого

ими вида шестирядным. Поэтому первый назвал его *Diplocomium hexastichum*, второй *Meesia hexagona*. Авторы «Bryologia europaea» при проверке признаков вида установили их ошибку, показав, что листорасположение пятирядное. Они изменили названия, данные Функом и Альбертини,

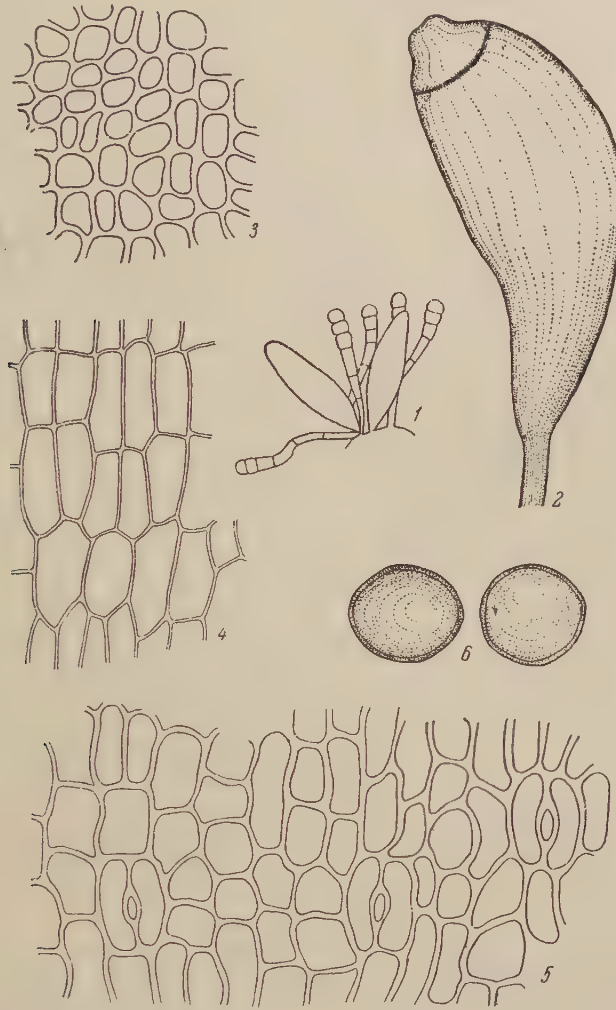


Рис. 37. *Meesia hexasticha* (Funck) Moenkem. *1* — антеридии и парафизы; *2* — закрытая коробочка; *3* — клетки экзотеция с брюшной стороны коробочки; *4* — клетки экзотеция со спинной стороны коробочки; *5* — устьица; *6* — споры. (Ориг.).

как не соответствующие действительности, на новое — *Meesia Albertinii*, в честь Альбертини, которым впервые был собран этот вид в 1817 г. на болотистом лугу в Нижней Силезии и описан как *Meesia hexagona* n. sp. Поскольку работа Функа вышла в свет раньше работы Альбертини, то приоритет должен остаться за Функом. В литературе долго сохранялось название, предложенное авторами «Bryologia europaea». Правда, Санио (Sanio, 1887, стр. 101) говорит о необходимости восстановить ви-

довое название Функа, но в своей работе оставляет название *Meesia Albertinii*. Только Менкемейер (Mönkemeyer, 1927) восстановил по праву приоритета видовое название, данное Функом — *Meesia hexasticha* (Funck) Moenkem. До сих пор оба названия одинаково употребительны, что создает некоторую путаницу.

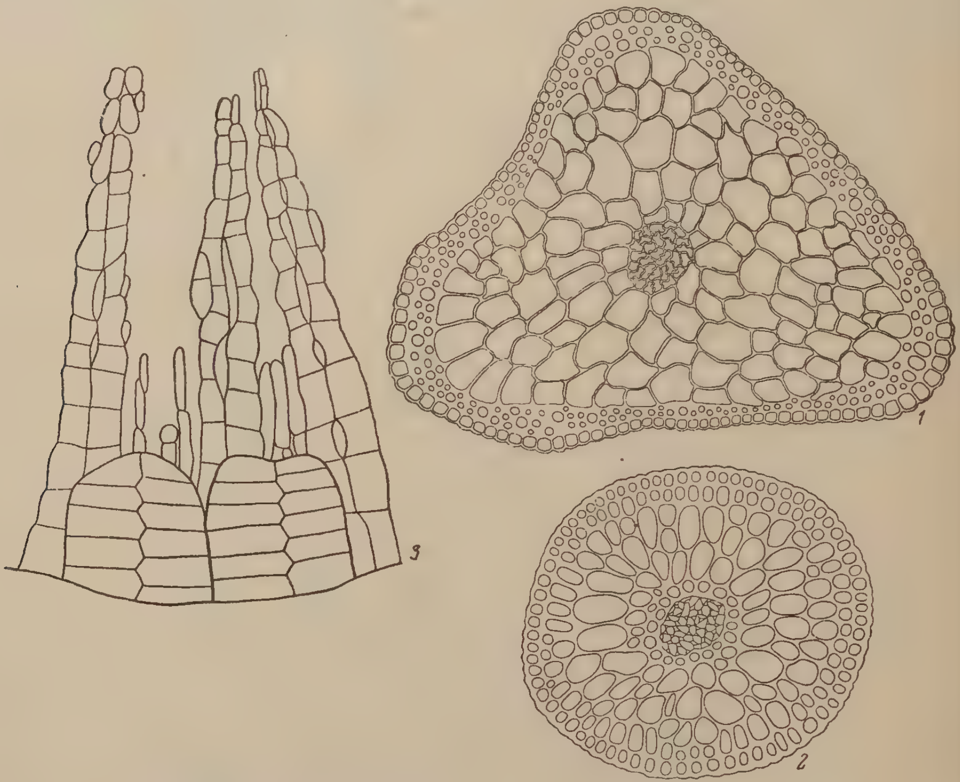


Рис. 38. *Meesia hexasticha* (Funck) Moenkem. *1* — поперечный разрез стебля; *2* — поперечный разрез ножки; *3* — часть перистома. (Ориг.)

ЭКОЛОГИЯ

На мокрых торфяных лугах, в зеленомошниках, на топях и торфяных болотах (чаще переходных), иногда на туфовых отложениях ключей. Равнинный вид, в альпийской области отсутствует.

В своем распространении этот равнинный вид ограничен в основном Северо-Германской низменностью, но и здесь он встречается не часто. Это обусловливает то, что растение редко собирается, а отсюда и данные об его экологии очень скудны. Локализация в области океанического климата и приуроченность к равнинным местообитаниям способствуют однообразию условий существования, и, видимо, поэтому вид почти совершенно не варьирует в своих признаках. Разновидность var. *pygmaea* Itzigs., описанная в «Verz. Brandenb. Laub.» (1847, стр. 12) и приводимая Лимприхтом (Limpricht, 1895) и другими, с большими основаниями может рассматриваться как экологическая форма. Диагноз ее таков: «Карликовая форма. Дернинки плотные, 15 мм высотой. Растение во всех частях намного мельче основной формы». Собрана около Марк-

Бранденбурга, на сухом лугу. Судя по описанию, она не имеет никаких особых морфологических признаков, не выражена географически и к тому же сборы ее не повторялись. Форма роста в виде плотных узких дернинок указывает лишь на угнетенность, связанную с изменением условий в силу осушения луга.

В отношении светового режима *M. hexasticha* может быть отнесена к группе светолюбивых растений — гелиофитов, так как селится всегда на открытых местах, различного рода болотах и лугах. По отношению к влажности этот вид выступает как гидромезофит. Он встречается как на топях и болотах, так и на влажных торфянистых лугах и туфовых отложениях ключей, обычно в местах обильной и постоянной влажности. Этим обусловливается рыхлое облиствение стеблей и рыхлое сложение дернины. Тепловой режим болот более или менее постоянен, без резких колебаний. Что касается почвенных условий, то *M. hexasticha* приурочена к торфянистым почвам, чаще мезотрофных или евтрофных болот, иногда ключей с достаточным солевым питанием, pH этих почв скорее индифферентно-щелочное, чем кислое. Ввиду отсутствия достаточного материала трудно говорить о ценотической роли этого вида, нужно думать, что он не выступает в качестве эдификатора каких-либо болотных ценозов, являясь лишь ассектатором некоторых из них. Данных о встречаемости *M. hexasticha* с другими видами мхов тоже почти нет, есть отрывочные указания у Лимприхта (Limpricht, 1895, стр. 510) и других о совместном произрастании с *M. triquetra* и *M. uliginosa*.

ГЕОГРАФИЯ

Распространение в СССР. Европ. ч.: Прибалт. (Эстонская ССР — на торфяном болоте у Кардиса;[1] Латвийская ССР — Грива, зеленомошник), Урал (Свердовская обл., Верхотурский р-н у дер. Кедровка—Сорокин, 1876; экземпляра не видела).

Общее распространение. Исл. (Meylan, 1940, стр. 488) Ср. Евр. (Польша, Германия, Венгрия), Сев. Амер. (Grout, 1935). (Рис. 39).

Для *M. hexasticha* приводится только общий ареал, местонахождения в пределах СССР единичны. Это единственный вид рода *Meesia* из северного полушария, приуроченный к океаническому климату Западной Европы и восточной Америки. *M. hexasticha* — равнинный вид, совершенно отсутствующий в горах. Его распространение ограничено Северо-Германской низменностью, средней и южной Германией, северной Венгрией и Прибалтикой, где он довольно редок. Юно (Husnot, 1884—1894) высказывает предположение, что *M. hexasticha* может быть найдена в восточных районах Франции, в той части, которая граничит со средней и южной Германией. Что касается Северной Америки, то единственным достоверным местонахождением, по Грауту (Grout, 1935), является штат Иллинойс. Экземпляры оттуда находятся в гербарии Национального музея США и первоначально они были определены как *M. longiseta*, но Граут идентифицирует их с *M. hexasticha*. Не удалось установить, кто первый *Bryum triquetrum*=*Meesea triquetra* из эксиккат (Drummond, M. Bor. Am. n° 244) ошибочно указал как синоним *M. hexasticha*. Указание на эти экземпляры как экземпляры *M. hexasticha* имеется уже у Лескёрё и Джемс (Lesquereux a. Jemes, 1884, стр. 213), на них ссылаются Рено и Кардо (Renauld et

[1] Малта (Malta, 1930, стр. 133) указывает, что соответствующие образцы в гербарии Бруттана (Bruttan) оказались более слабыми экземплярами *M. longiseta*. Образец Гиргензона (Girgensohn, Laubm. Liv. Ehst.-Kurl. n° 195), хранящийся в гербарии Ботанического института АН СССР, действительно *M. hexasticha* (Funck) Moenkem.

Cardot, 1892, стр. 95). Вслед за ними Мэкаун и Киндберг (Macoun and Kindberg, 1892, стр. 109) приводят экземпляры Друммонда и указания Лескёрё, добавляя еще одно местонахождение *M. hexasticha* для Америки. Киндберг (Kindberg, 1897в, стр. 319) целиком повторил их. При обработке семейства *Meesiaceae* Восточной Азии Кабирш (Kabiersch, 1937, стр. 134) без критического просмотра материала включает *M. hexasticha* во флору Северной Америки, используя ошибочные указания предыдущих авторов. Только Граут (Grout, 1935, стр. 182) опровергает указания Мэкауна и Киндберга, касающиеся экземпляров Друммонда, а относительно определения Киндберга сборов с Лабрадора, утверждает, что эти сборы не содержат даже следов *Meesia*. Образец Друммонда, просмотренный мною, действительно оказался *M. triquetra* (=*Bryum triquetrum*), соответствуя его определению. Этим вполне подтверждается справедливость замечания Граута. В гербарии Отдела споровых растений Ботанического института АН СССР экземпляров *M. hexasticha* из Северной Америки не имеется. Однако нет особых оснований для того, чтобы сомневаться в возможности захождения этого вида в штат Иллинойс, так как и в Европе он тяготеет к сходным местообитаниям. Нахождение же в высоких широтах Северной Америки мало вероятно: *M. hexasticha* — не арктический вид, а равнинный вид умеренной зоны, областей с несомненным приморским влиянием. Мейлан (Meylan, 1940, стр. 488) приводит *M. hexasticha* (по определению Аманна) для Исландии. Материалом для этого послужила коллекция д-ра Мейера 1931—1932 гг., частично обработанная Аманном, после смерти которого определения сборов были закончены Мейланом. Нахождение вида в Исландии не противоречит общей закономерности, намечающейся в распространении вида. Температурный режим даже внутри острова (Исландии) носит относительно мягкий характер. К тому же это признанный путь миграции европейских видов в Америку (Вульф, 1944, стр. 345, 361). Таким образом, здесь мы имеем еще один пример такой связи. Мейлан, анализируя полученные им данные для флоры мхов Исландии, приходит к выводу, что если есть виды мхов, общие для Исландии и Европы, то в бриофлоре Исландии нет видов, общих с Америкой, кроме тех, которые одновременно встречаются и в Европе. Или, продолжая мысль Мейлана, можно заключить, что бриофлора Исландии ближе к европейской бриофлоре и вместе с тем сама Исландия служит промежуточным звеном той связи, которая существует между европейской и североамериканской флорами мхов.

В 1876 г. *M. hexasticha* была указана Сорокиным для Урала в «Материалах для флоры Урала». Это указание вызывает сомнения не только потому, что невозможно убедиться в правильности определения, так как не известна дальнейшая судьба его сборов, но и из следующих соображений: во-первых, не известно, кто определял эти сборы, сказано только, что определение велось под руководством Цезали; повторных же сборов *M. hexasticha* с Урала не имеется; во-вторых, *M. uliginosa* на Урале обнаруживает значительные отклонения от типа в форме листьев, что могло послужить источником ошибки при обработке сборов Сорокина; и, в-третьих, не может не казаться подозрительным тот разрыв в ареале (Сев.-Герм. низменность, Прибалтика—Урал), который возникает в таком случае между основной областью распространения и точечным уральским местонахождением. Однако при всем том нельзя полностью отрицать возможность подобных находок, которые могут быть или результатом последующей экспансии или же реликтовым местонахождением.

В координатах ареал *M. hexasticha* будет выглядеть примерно следующим образом: Европа 5—25° в. д. и 47—56° с. ш.; Америка 90° в. д.

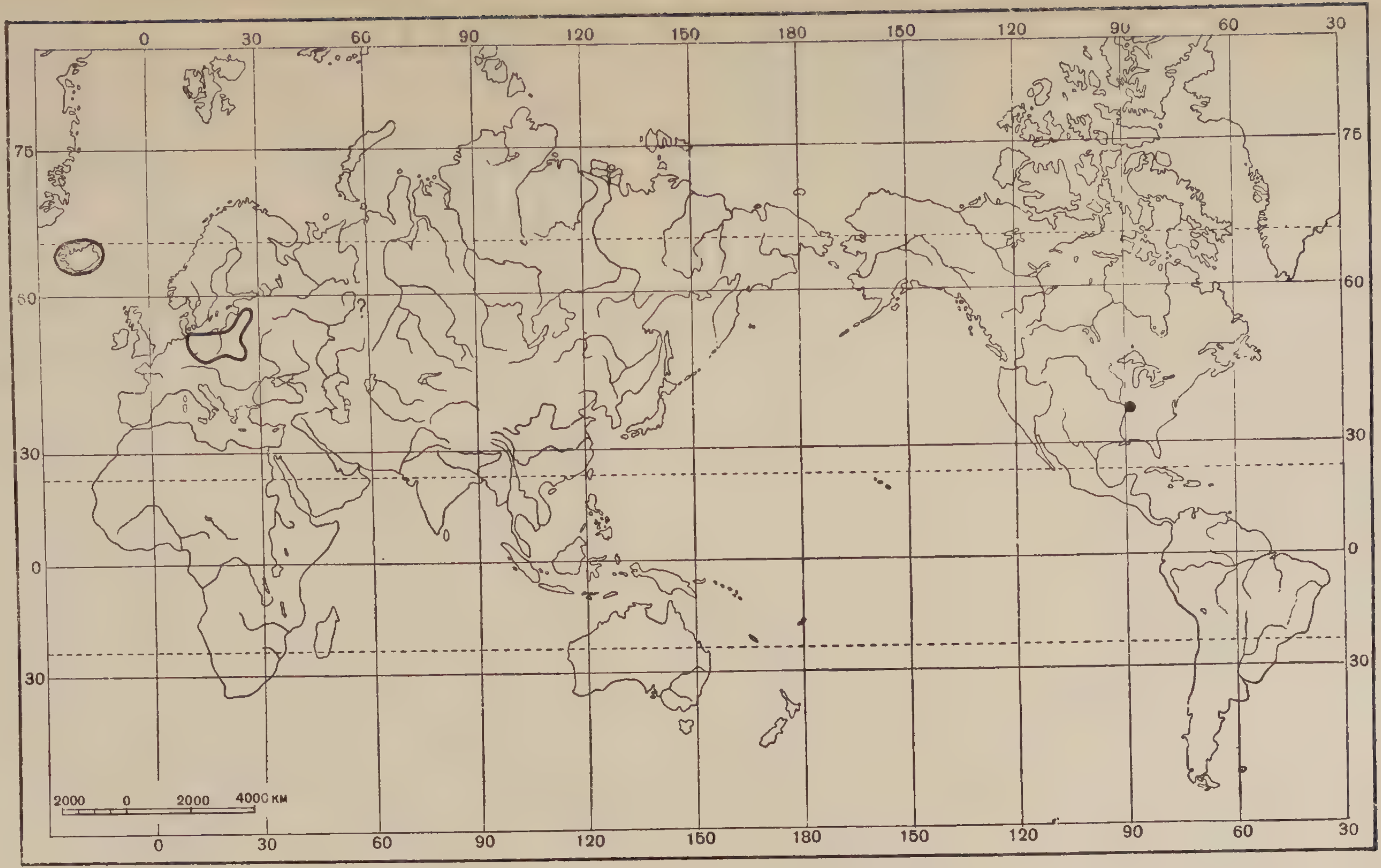


Рис. 39. Ареал *Meesia hexasticha* (Funck) Moenkem.

и 40° с. ш. и Исландия 15—25° в. д. и 63° с. ш. Остается упомянуть еще о тенденции у этого вида к сокращению ареала (Корре, 1927, стр. 34), что несомненно имеет прямую связь с теми изменениями условий существования, которые являются результатом осушения болот.

Итак, *M. hexasticha* является голарктическим видом, и в географическом отношении это атлантический элемент атлантическо-американской группы с европейско-исландско-североамериканской дизъюнкцией, которую Ирмшер (Irmscher, 1931, стр. 185) относит к типу американско-европейской дизъюнкции. Коппе (Корре, 1927, стр. 34) рассматривает ее как элемент лесной области северной лесной зоны европейско-американской группы. Центром современного распространения вида («центром изобилия» по Самуэльсону) является Северо-Германская низменность, которая, очевидно, является частью ее родины.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Чтобы получить общее представление о некоторых закономерностях в распространении рода и воспользоваться ими при обсуждении вопроса о происхождении и внутриродовых связях, в заключении необходимо остановиться и на тех видах, которые не произрастают в СССР. Из 11 описанных видов на территории Советского Союза встречаются только 5: *Meesia triquetra*, *M. longiseta*, *M. uliginosa*, *M. hexasticha* и *M. tschuctschica*. Последнюю, видимо, нужно рассматривать, следуя Кабиршу (Kabiersch, 1937, стр. 133), как форму от *M. triquetra*. Другие 6 видов этого рода не заходят в северное полушарие и имеют узко ограниченные, изолированные ареалы: это *M. Mülleri*, *M. hymenostoma*, *M. austro-georgica*, *M. Ulei*, *M. patagonica* и *M. Lavardei*.

Предварительно остановимся на их краткой характеристике.

Meesia Mülleri C. M. et Hpe in Linnaea, 28 (1856) 208. — *M. macrantha* Mitt. in Kew Journ. Bot. 8 (1856) 260.

Дерновинки рыхлые. Стебель не высокий, тонкий, простой или слабо ветвистый. Листья короткие, прямостоячие, сухие — слабо курчавые, нижние мелкие, ланцетные, верхние длиннее, продолговато-языковидные, тупые, цельнокрайние, с отвороченным краем. Жилка очень широкая, исчезает перед верхушкой листа. Клеточная сеть довольно рыхлая, клетки почти квадратные. Двудомный. Перихециальные листья крупные, широкие. Андроцей на коротких веточках, антеридии окружены широкими перигониальными листьями. Коробочка грушевидная, согнутая, на длинной изящной ножке. Наружные зубцы перистома короткие, тупые; внутренние — из длинных правильных килеватых отростков. Крышечка коническая, тупая. Болотный мох.

M. Mülleri известна из Австралии и Новой Зеландии.

Примечание. Похожа на альпийскую форму *M. uliginosa*, однако различается внутренним строением.

По Диксону (Dixon, 1926, стр. 224), все виды, описанные Р. Брауном (Brown) для Новой Зеландии, как-то: *M. Kirkii* R. Br., *M. Buchanani* R. Br., *M. aquatica* R. Br., *M. aquatilis* R. Br., должны быть отнесены к *M. Mülleri*, кроме *M. craigieburnensis* R. Br., которая должна быть отнесена к *Funaria subcuspidata* Broth. Браун сам допускал сходство этих видов в вегетативных признаках и различия усматривал в строении спорогона. Однако ни рисунки, ни описания не обнаруживают, в чем они состоят. Единственное имеющееся различие заключается в длине ножки,

но оно, как правило, связано со степенью развития самого растения. Последнее же зависит от влажности местообитания. Изменчивость в длине ножки характерна для всего рода, например, у *M. uliginosa* длина ножки варьирует от 1 до 8 см.

Meesia hymenostoma Card. et Broth. in Svenska vetensk. Akad. Handlingar, 63, 10 (1923) 51.

Дернинки густые, яркозеленые, не блестящие, внутри чернеющие. Стебель прямостоячий, до 5 см высоты, буровойлочный, густо облиственный, простой или ветвистый. Листья сухие прижатые, влажные — прямоотклоненные; из овального основания немного более расширенно ланцетно-языковидные, округло-тупые, до 3 мм или немного длиннее, края листа цельные, отвернутые. Жилка у основания широкая, постепенно суживающаяся, исчезающая перед верхушкой листа. Клетки листа прямоугольные, вверху более короткие, постепенно удлиняющиеся, в основании удлиненные. Однодомный. Ножка 2.5—3 см высоты, тонкая, красная, сухая — извитая. Коробочка из прямой шейки согнуто-грушевидная, бледнобурая, блестящая. Клетки экзотеция мелкие. Зубцы экзостома едва свыше 75 μ длины, бурые, очень гладкие; отростки внутреннего перистома линейные, бурые, гладкие, по краю цельные. Споры 50 μ, желтовато-зеленые, чрезвычайно мелко папиллозные. Крышечка очень маленькая, тупая.

Вид, очень похожий формой и структурой листа на *M. uliginosa* var. *angustifolia*, от которой отличается более мелкими клетками экзотеция, меньшими зубцами экзостома и цельнокрайними отростками эндостома.

Описана по сборам из Патагонии — гора Сиерра Богналес, перевал через Сентинелла Богналес, болотистый луг на высоте 1350 м.

Meesia austro-georgica C. M. in Ergebn. d. deutsch Polar-Exped. Allgemein. Theil, II, 11 (1890) 31—32.

Дерновинки 5 см и выше, обширные, со слабо развитыми ризоидами, внизу ржаво-бурые, вверху интенсивно зеленые. Стебель удлиненный, тонкий, простой или вверху с небольшим количеством тонких ветвей; внизу стебель большей частью ясно трехрядно облиственный, вверху неясно трехрядный, редколистный. Листья прямые, в сухом состоянии слабо курчавые; нижние, более старые, из яйцевидного основания ланцетно заостренные. Жилка тонкая, килевидная, желтая, коротко выбегающая. Край листа плоский, вверху мелкозубчатый. Клетки прозрачные, довольно широкие, нежные, почти шестиугольные. Молодые листья почти колпачковидно-вогнутые, коротко заостренные, более рыхло сетчатые, с неясной жилкой. Остальное не известно. Обликом похожа на *Bryum*.

Южная Георгия, источник.

Meesia Ulei C. M. in Bull. l'Herb. Boiss. VI, 2 (1898) 89.

Дернинки желто-зеленые, нежные, рыхлые, 2.5 см. Стебель очень тонкий, с расставленными листьями, внизу черный от ризоидов, на верхушке несущий довольно мощный многолистный зеленый перихеций и более длинные нежные побеги возобновления. Стеблевые листья более мелкие, более узкие, из длинно низбегающего основания продолговатые, коротко ланцетно заостренные, длинноватые, складчато-вогнутые, цельнокрайние, извилистые, килевидно-вогнутые. Жилка бледная, узкая, исчезающая перед верхушкой листа. Клетки основания листа удлиненные, кверху более мелкие, плотные, но прозрачные, зеленоватые. Пери-

хециальные листья многочисленные, прямо отклоненные, значительно более крупные, более крупноклеточные. Двудомный. Коробочка на удлиненной, красной ножке, прямостоячая, небольшая, прямая из длинной дугообразно согнутой шейки, продолговатая, с крупными устьицами, буровато-желтая, с более коротким перистомом. Перистом обычный. Колпачок односторонний, в основании расщепленный.

По облику напоминает *M. longiseta*, но ножка значительно более короткая.

Собрана Уле (E. Ule) в 1890 г. в Бразилии: Св. Катерина, Серра Жераль (Serra Geral), на болотах Кампо (Campo).

Meesia patagonica Dusén in Rep. of the Princeton Univ. Exp. to Patagonia 1896—1899, VIII, 3 (1903—1904) 95, fig. 21 a—d; tab. XI, fig. 1.

Дернинки плотные. Стебель очень тонкий, до 10 см длины, простой, с небольшим количеством ризоидов или почти без них, внизу извилистый, голый, бурый, вверху прямой, грязно-зеленый. Листья 2.5—3 мм. длины в основании плоские, 0.8 мм ширины, трехрядные, довольно отставленные друг от друга; сухие — более или менее курчавые, влажные — прямые, отклоненные, с основанием, охватывающим стебель, не низбегающие, широкие, короткие, выше основания быстро стянутые, удлиненно заостренные, желобчатые, верхушка листа округлая, край листа цельный, прямой. Жилка мощная, в основании 0.18 мм ширины, неясно отграниченная, исчезающая пред самой верхушкой листа. Клетки листа прозрачные, с тонкими стенками; клетки основания листа прямоугольные, в верхушке много короче остальных. Остальное не известно.

Близка к *M. austro-georgica* C. M., от которой отличается цельными листьями, прямоугольными клетками листа и не выходящей жилкой. (Рис. 40).

Описана Дузеном (Dusén, 1904) по сборам Хатчера (Hatcher) из южной Патагонии, у ключей р. Рио Чико.

Meesia Lavardei Thér. in Rev. Bryol. et Lichenol. X, 1—3 (1937) 11—12, fig. 1.

Дернинки густые, мягкие, зеленые. Стебель удлиненный, 4—8 см высоты, прямостоячий, тонкий, извилистый, простой или мало ветвистый, со слабо развитыми ризоидами. Листья рыхло расположенные на стебле, прямо отклоненные, слабо курчавые, из овального основания ланцентно-языковидные, тупые, низбегающие, с краями цельными, плоскими или несколько отогнутыми, 2.2 мм длины и 0.7—0.8 мм ширины; жилка у основания расширенная, 90 μ, близ верхушки листа исчезающая, клетки середины листа прямоугольные, 36—40 μ длины и 7—8 μ ширины, с оболочками слегка утолщенными, в верхушке листа более короткие, в основании листа бесцветные, более узкие. Остальное неизвестно.

Обликом и размерами похожа на *M. patagonica* Dus., которая отличается от нее своими не низбегающими листьями, сильно суженными выше влагалища в узкую, почти острую пластинку листа. Она близка также к *M. longiseta* Hedw., но последняя отличается от нее остроконечными листьями, более узкой жилкой, 60 μ ширины, более плотной тканью листа, верхние клетки которой более вытянуты.

Этот вид описан Терио (Theriot, 1937) по стерильным экземплярам, собранным в 1933 г. на западном склоне Кордильер, в долине Рио Юрумангви (Rio Jurumangui) в Колумбии. (Рис. 41).

Насколько можно судить только по описанию этих видов и по имеющимся изображениям, ввиду отсутствия гербарных экземпляров (за исклю-

чением *M. Mülleri*), все они незначительно уклоняются от видов рода *Meesia* из Голарктиса. Больше того, мы должны предполагать их близко родственные отношения и возможность происхождения от этих последних. Биполярный ареал *M. uliginosa*, которая была найдена на Огненной Земле, т. е. в ближайшем соседстве с районом произрастания *M. hymenostoma*, и анатомо-морфологическая близость заставляют видеть в ней исходную форму для последней, а также и для *M. Mülleri*. Уже этого достаточно для того, чтобы составилось представление о связях, существующих у евразиатско-североамериканского вида *M. uliginosa* с видами континента Южной Америки и Австралии — Новой Зеландии. Группу, обнаруживающую родственные отношения с *M. longiseta* и *M. triquetra*, составляют, повидимому, *M. Lavardei*, *M. patagonica*, *M. Ulei* и *M. austro-georgica*. Терио отмечает сходство у *M. Lavardei* — с одной стороны, с *M. longiseta* и, с другой — с *M. patagonica*, тогда как *M. patagonica*, по Дузену (Dusen, 1904), имеет близкое сходство с *M. austro-georgica*. *M. Ulei*, по Мюллеру (Müller, 1898), близка к *M. longiseta*, а по Кабиршу (Kabiersch, 1937, стр. 135—136), примыкает к *M. hexasticha* (=*M. Albertinii*). И здесь

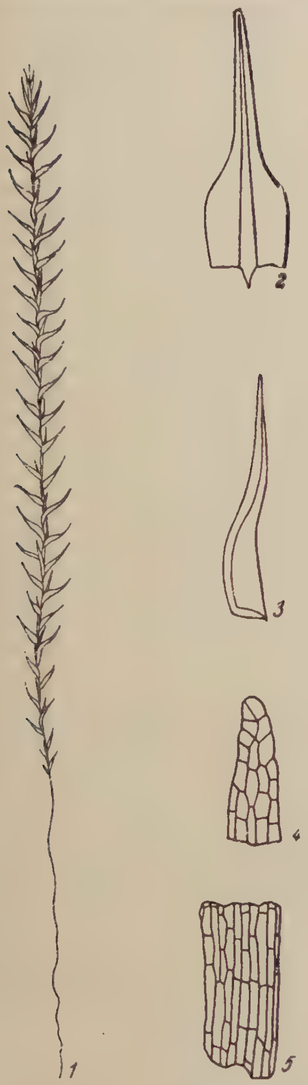


Рис. 40. *Meesia patagonica* Dusen. *1* — общий вид растения; *2* — лист; *3* — лист сбоку; *4* — клетки верхушки листа; *5* — клетки основания листа. (По Дузену).

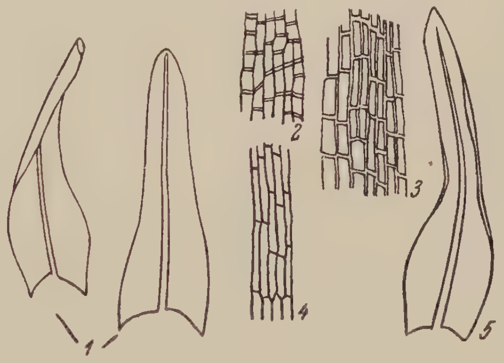


Рис. 41. *Meesia Lavardei* Thér. *1* — листья; *2* — клетки верхней части листа; *3* — клетки середины листа; *4* — клетки основания листа; *5* — перихециальный лист. (По Терио).

намечается не только серия родственных видов, но эта связь получает физико-географическую определенность: Кордильеры (Колумбия) — Бразилия (Серра Жераль) — Патагония — о. Южная Георгия. В связи с этим имеет смысл напомнить некоторые высказывания Герцога (Herzog, 1923, стр. 229—233). Анализируя растительность высокогорных районов Боливии, он указывает, что ему не известен ни один вид цветковых

растений (кроме антропохорных), который встречался бы одновременно здесь и в бореальной флористической области, тогда как обнаруживаются многочисленные роды их, без сомнения, бореального происхождения. Иначе обстоит вопрос со мхами и лишайниками. Он приводит ряд идентичных видов мхов, связывающих горные районы Боливии с горами Северной Америки и Евразии, и среди них: *Rhytidium rugosum*, *Calliergon sarmentosum*, *C. stramineum*, *Hypnum cupressiforme* (=*Stereodon cupressiformis*), *Pleurozium Schreberi* (=*Hypnum Schreberi*), *Drepanocladus Sendtneri*, *D. exannulatus Distichium capillateum*, *Plagiopus Oederi* и большое количество викарных видов. Герцог подчеркивает, что видообразование у мхов, видимо, протекает замедленно, вследствие чего родовым дизъюнкциям цветковых растений соответствуют видовые дизъюнкции в распространении мхов. По его мнению, связь Северной Америки с Южной была более тесной во время оледенения Кордильер; в настоящее же время бореальные виды участвуют преимущественно в мезофильных сообществах злаковых лугов, особенно вблизи леса, на восточных склонах горных хребтов.

До настоящего времени бриофлора южного полушария недостаточно изучена и, что касается видов рода *Meesia*, то некоторые из них приводятся на основании единичных неповторявшихся сборов, поэтому нельзя составить полного представления об их видовой самостоятельности и об их общем распространении. Но и имеющийся материал позволяет высказать следующие соображения.

1. Большинство видов северного полушария обладает широким пан-голарктическим ареалом (Евразия — Северная Америка), тогда как виды южного полушария (викарные между собой и по отношению к северным видам) эндемичны. (Рис. 42).

2. Несмотря на то, что виды рода *Meesia* в обоих полушариях в общем приурочены к областям с умеренным климатом, без труда можно выделить среди них виды с океаническим типом ареала и с континентальным. Точнее: некоторые из видов приурочены к приморским местностям с умеренно теплым климатом (Кеппен, 1938), другие могут произрастать в условиях более резко выраженных климатических колебаний — в условиях большой климатической амплитуды (в областях с холодным, бореальным и даже умеренно теплым климатом). Первую группу видов составляют *M. hexasticha*, *M. Mulleri*, *M. Ulei*, возможно, *M. patagonica*, *M. hymenostoma*, *M. Lavardei* и *M. austro-georgica*. Ко второй относятся *M. triquetra*, *M. longiseta*, *M. uliginosa*. Эти соображения заставляют исходные формы видеть в голарктических видах с континентальным ареалом и искать их родину в Голарктике. Помимо всего прочего на основании общих ботанико-географических закономерностей отпадает возможность исходить из австралийско-южноамериканской группы видов. В известной мере поэтому же нельзя в качестве исходной формы рассматривать *M. hexasticha*. К тому же близко родственная ей *M. uliginosa* обладает более примитивными и менее постоянными признаками и большой амплитудой изменчивости.

Хотя, как пишет Вульф (1941, стр. 164), есть «основание считать океанические флоры за остаток древнейшей наземной флоры земли», это положение, очевидно, относится к некоторым формам наземной флоры и меньше всего к производным от этих форм, прошедшим свой длительный путь развития. Вряд ли можно отрицать наличие видов океанического ареала, вторичных по своему происхождению от видов континентальных. В отношении *M. austro-georgica* попутно можно заметить, что несмотря на современный холодный влажный климат островов Южной

Георгии, благоприятствующий развитию торфяников, бриофлора их содержит несколько эндемичных видов мхов и даже два эндемичных рода, и, по Ильинскому (1937, стр. 226—227), эндемы среди мхов и печеночников этих островов во многих случаях окажутся доледникового возраста, пережившими ледниковую эпоху на возможных нунатаках. В соответствии с условиями происхождения можно отнести *M. austro-georgica* к океаническим видам.

Как в настоящее время нет фактических данных для выявления родины этого голарктического рода, так и в будущем трудно ожидать, что они будут обнаружены. И поэтому при решении вопроса больше приходится руководствоваться общими соображениями, в частности, каким образом на фоне геологических процессов мог сформироваться современный ареал рода. По ареалу можно судить, что центр происхождения рода *Meesia* нужно искать где-то на стыке Азии с Северной Америкой, т. е. в соответствии с точкой зрения, изложенной Гультеном (по Вульфу, 1944, стр. 351), на северо-востоке Азии и северо-западе Северной Америки. Только такое исходное положение может объяснить южноамериканскую и австралийскую дизъюнкции и проникновение вида в Европу. Наличие этих дизъюнкций, которые вместе с тем связаны с видовыми новообразованиями, говорит о том, что в основе лежит дочетвертичный ареал рода, преобразованный в результате четвертичного оледенения. В чем выразились воздействия ледникового времени, лучше всего передать словами акад. В. Л. Комарова, обобщающими результат его изучения флоры цветковых, но справедливыми и в отношении мхов (при том условии, что родовым дизъюнкциям цветковых соответствуют видовые дизъюнкции мхов): «Отдельные реликтовые виды, пережившие ледниковый период или получили в современную нам эпоху широкое распространение на равнине, оставаясь при этом более или менее монотипными, или в горных странах дали отдельные циклы близких форм» (Комаров, 1908, стр. 384). В этих словах отражена сущность послеледниковых изменений ареала у ряда аркто-альпийских видов рода и у некоторых родов этого семейства. Таким образом, поскольку в основе современного ареала рода лежит дочетвертичный ареал, необходимо, хотя бы схематично, проследить его возрастные изменения, ключ к которым в какой-то мере дают существующие дизъюнкции. Связывая по существу происхождение р. *Meesia* с Ангарским материком, где наряду с горно-тундровыми, горно-лесными и горно-луговыми комплексами растительности формировались в условиях расчлененного рельефа и горно-ключевые болотные ценозы, мы за отправную точку берем геологическую историю этого материка.

Что касается возраста рода *Meesia*, а вместе с тем и семейства *Meesiaceae*, то по этому поводу имеются высказывания Лазаренко (1948), в которых *Meesia* и *Paludella* определяются как древние бореалы. Возникновение их в климатических условиях, сходных с современными бореальными, относится примерно к мелу и в качестве родины рассматривается Ангарида.

Виды этого рода встречаются на континентах Европы, Азии, Северной и Южной Америки и Австралии, отсутствуя в Африке. По существующим воззрениям, северо-восточная часть Азии длительное время имела общую историю развития с Северной Америкой, их тесная связь нарушилась лишь в неогене. Еще в палеоцене они составляли единое целое, и примерно до середины плейстоцена море не служило препятствием распространению растений из Азии в Америку и обратно (Вульф, 1944, стр. 312). Между тем окончательное установление связи Северной

Америки с Южной предполагается в плиоцене, а время с эоцена по плиоцен рассматривается как период, когда связи между ними отсутствовали. Австралия отделилась от Азии в конце мелового периода или в эоцене, связь ее с Южной Америкой признается до середины третичного периода. Несмотря на то, что с начала мезозоя Европа с Азией составляют как бы единую систему, неоднократные трансгрессии моря разъединяли их друг от друга. Обширная трансгрессия в эоцене и олигоцене — последнее широкое распространение моря в Европе (Мазарович, 1938, стр. 419). С миоцена, на фоне намечающихся климатических изменений, начинаются миграции флоры с востока в Европу. Существование моря в меловой период и пустыни в последующие закрывало доступ в Африку видам, двигавшимся с севера (Вульф, 1936, стр. 124). Многие факты в истории континентов еще ждут своего объяснения, и так как нет общепризнанной обобщающей гипотезы (теория Вегенера все больше теряет свою геологическую основу), то и в отношении связей континентов и времени нарушения этих связей имеются известные разногласия (Шатский, 1946).

На основании кратко суммированных данных история рода рисуется в следующих чертах. Равнинность Азии, которая создалась в начале мезозоя и продержалась в той или иной форме до конца неогена (Мазарович, 1938, стр. 400), только в восточной Азии нарушалась наличием горных хребтов. Род *Meesia*, видимо, связанный в своем происхождении с этими древними горными поднятиями, формировался в расчлененных и суровых эколого-климатических условиях. Его расселение в третичное время характеризуется приуроченностью к раннетретичным периодам. Это относится в первую очередь к его миграциям в страны южного полушария. Проникновение в Австралию могло происходить двумя путями: непосредственно из Азии, с которой Австралия находилась в связи до эоцена (однако на большом протяжении пути между конечными пунктами отсутствуют промежуточные местонахождения); более вероятным является проникновение через Южную Америку, связи которой с Австралией сохранялись до середины третичного периода, причем за этот путь миграции говорят не только аналогичные закономерности, существующие в распространении многих цветковых и мхов, но и приуроченность *Meesia* к Новой Зеландии и восточному побережью Австралии. Расстояние между Северной и Южной Америкой могло быть преодолено в раннетретичное время, по Вульфу (1944, стр. 512), и в олигоцене этот путь не был закрыт для аркто-альпийских растений. Таким образом, можно говорить об австралийско-южноамериканском вторичном центре видообразования в роде *Meesia*. И если «своеобразность эндемичных циклов и форм у биполярно распространенных бореальных родов цветковых говорит об их давнем третичном обитании в южном полушарии» (Вульф, 1944, стр. 510), то австралийская дизъюнкция и южный цикл видов рода *Meesia* подтверждают мысль о ее раннетретичной миграции. В ряде других случаев можно говорить о плиоценово-плейстоценовых миграциях при изучении ареалов биполярного типа. Формирование в суровых климатических условиях Ангариды, повидимому, издавна способствовало вычленению двух исходных форм типа *M. uliginosa* и *M. triquetra — M. longiseta*, от которых остальные являются производными. Расселение в Европе, нужно думать, относится к середине третичного времени; тогда в условиях ее более теплого климата на краю ареала рода возник вид *M. hexasticha* и распространился к западу на территорию Исландии и Северной Америки, связь с последней прервалась в относительно недавнее время (Вульф, 1944, стр. 337). Следует отметить, что сходство *M. Ulei* и *M. hexasticha*, о котором пишет Кабирш (Kabiersch, 1937, стр. 135),

Рис. 42. Ареал рода *Meesia* Hedw. *1 — M. hexasticha*; *2 — M. Lavardei*; *3 — M. Mülleri*; *4 — M. Ulei*; *5 — M. patagonica*; *6 — M. hymenostoma*; *7 — M. austro-georgica*.

повидимому, является результатом аналогичной реакции на сходные условия местообитаний у древних бореалов, давших новообразования в областях с более мягким климатом. В пределах семейства *Meesiaceae* можно было бы говорить о двух линиях развития в отношении экологической приспособленности, хотя в общем все виды его являются гелофитами. С одной стороны, *M. trichodes* и *Amblyodon dealbatus* представляют группу факультативных гелофитов, тогда как *M. triquetra*, *M. longiseta*, *M. hexasticha* и *Paludella squarrosa* типичные облигатные гелофиты. Вместе с тем у одних выявляется аркто-альпийская приуроченность, у других — тяготение к равнинным местообитаниям.

Нельзя не затронуть вопрос о том, с горными или равнинными местообитаниями связана эволюция видов рода *Meesia*, имеющих континентальный ареал при широком распространении. При весьма вероятном горном происхождении рода и при наличии в нем достаточно выраженных аркто-альпийских видов некоторые виды рода *Meesia*, и в первую очередь *M. triquetra*, а наряду с ней род *Paludella*, являются настолько широко распространенными видами, что трудно говорить об их приуроченности. Их циркумполярное распространение охватывает как горные, так и равнинные местонахождения.

Остановимся на имеющемся палеоботаническом материале, касающемся семейства *Meesiaceae*. Конечно, он использован неполностью, но данные в основном относятся к четвертичному и отчасти к концу третичного периода и к тому же при незначительности данных не могут помочь при анализе рода *Meesia* и семейства *Meesiaceae*. Единственный вывод, который напрашивается, это тот, что *M. triquetra* и *Paludella squarrosa* являлись торфообразователями, были эдификаторами и некоторых ископаемых болотных фитоценозов и, видимо, к началу четвертичного периода были довольно широко распространены в Европе. Менее представлена *M. longiseta* и *M. uliginosa*. Местонахождения их ограничены более узким районом по сравнению с двумя предыдущими видами. Об *Amblyodon dealbatus* имеются единичные указания, причем они не всегда заслуживают доверия.

В итоге хотелось бы сказать несколько слов о намечающихся связях внутри семейства *Meesiaceae* и о связях его с другими семействами, близко родственными ему. Род *Paludella*, видимо, в исходных формах через семейство *Aulacomniaceae* был связан с семейством *Bryaceae*. Развитие рода *Amblyodon* пошло по обособленной линии. Это связано с ранним отклонением от исходной формы и получило свое выражение в своеобразном строении гаметофита и спорофита, а также в особой географической приуроченности. Все это вместе с тем привело к тем глубоким различиям в признаках, которые выявляются при сравнении этого рода с другими. Общим для рода *Amblyodon* с родом *Meesia* остался лишь сходный план строения спорофита и габитуальное сходство. Некоторая общность в экологии, вероятно, послужила причиной известной конвергенции в форме гаметофита рода *Amblyodon* и семейства *Funariaceae*.

Только внутри центрального для семейства рода *Meesia* можно установить более естественные родственные связи. В пределах рода намечаются две издавна самостоятельные линии развития, что позволяет выделить две секции: *Uliginosae* и *Triquetrae*, объединив в каждой из них цикл близких видов. Биполярный ареал, широкая экологическая амплитуда и существование близко родственного вида в Австралии — Новой Зеландии — позволяют в *Meesia uliginosa* видеть черты более древнего порядка. Известная примитивность и неустойчивость анатомо-морфологических признаков наряду с полигамностью указывают на неспециали-

зированность этого вида, вследствие чего непосредственно от него можно выводить однодомную *M. hexasticha* и некоторые южные виды *Meesia*. В меньшей мере это выявлено у *M. triquetra*. Тем не менее *M. uliginosa* и *M. triquetra* и в настоящее время характеризуются богатством форм; относительно некоторых из них не раз ставился вопрос о выделении их в самостоятельные виды. Анализ ареалов, как указывалось выше, заставляет предполагать вспышку видообразования в роде *Meesia* в третичное время.

ЛИТЕРАТУРА

Абрамова А. Л. и И. И. Абрамов. О некоторых редких видах мхов на Кавказе. Ботан. матер. Отд. споров. раст. БИН АН СССР, VIII, 1952.

Адамов В. В. и Л. И. Савич. Растительные ассоциации Комаровского болота в лизиметрах вегетационного павильона Минской болотной опытной станции. Зап. Белорусск. Гос. инст. сельск. и лесн. хоз., Минск, 1925.

Алексенко М. А. К биологической флоре Литовского полесья. Тр. Общ. испыт. прир. при Харьковск. унив., XXXV, Харьков, 1900.

Ануфриев Г. И. Определитель главнейших болотных и лесных мхов. М.—Л., 1930.

(Апинис А. и Л. Лацис) Apinis A. a. L. Lacis. Data on the Ecology of Bryophytes. Acta Horti Botan. Univ. Latv., 9—10, 1934—1935.

Арискина Н. П. К флоре мхов Татарской республики. Учен. зап. Казанск. Гос. унив. им. В. И. Ульянова-Ленина, III, 1, 1951.

(Арнелль) Arnell H. W. Die Moose der Vega-Expedition. Arkiv för Botanik, 15, 5, Uppsala, 1917.

(Арнелль) Arnell H. W. Zur Moosflora des Lena-Tales. Arkiv för Botanik, 13, 2, Uppsala, 1913.

Баранов В. И. Высокогорная тундра в юго-восточном Алтае. Юбил, сборн. 25 лет педаг. и общ. работы акад. Б. А. Келлера, Воронеж, 1931.

Бачуріна Г. Ф. До бріофлори бассейну р. Енісея (Красноярський край). Журн. Інст. бот. АН УРСР, 23 (31), Київ, 1939.

(Бернштейн М.) Bernstein M. Versuche über die Lebendauer der Moossporen. Acta Horti Botanici Univ. Latv., III, 1928.

Богдановская-Гиенэф И. Д. Ключевые болота Кингисеппского у. Ленинградской губ. Журн. Русск. Бот. общ., XI, 3—4, 1926.

Боровиков Г. А. Очерк растительности Западного Заангарья. Тр. Почв.-ботан. эксп. по исслед. колониз. р-нов Азиат. России, II, Ботан. исслед., 5, СПб., 1910.

Боровиков Г. А. Список растений Северного Заангарья. Зап. Новоросс. общ. естествоиспыт., XXXIX, Одесса, 1914.

(Борщов Г.) Borszczow G. G. Enumeratio Muscorum Ingriae. Beiträge z. Pflanzenkunde des Russischen Reich. 10, Petersburg, 1857.

Бронзов А. Я. Гипновые болота на южной окраине Западно-Сибирской равнинной тайги. Почвоведение, 2, 1936.

(Бротерус) Brotherus V. F. Enumeratio Muscorum Caucasi. Acta Soc. Sci. fenn. XIX, 12, Helsingfors, 1892.

(Бротерус) Brotherus V. F. Fragmenta ad floram bryologicam Asiae orientalis cognoscendam. I—II. Тр. Троицко-Кяхтин, отд. Приамур. Отд. Русск. Геогр. общ., VII, 3, (1904), СПб, 1905; VIII, 3(1905), СПб. 1906.

(Бротерус) Brotherus V. F. Die Moose des arctischen Küstengebietes von Sibirien nach der Sammlung der Russischen Nordpolar-Expedition 1900—1903. Зап. Акад. Наук, сер. VIII, физ.-матем. отд., XXVII, 2, СПб, 1910.

Бротерус В., О. Кузенева, Н. Прохоров. Список мхов из Амурской и Якутской областей. Тр. Бот. музея Акад. Наук, XVI, П., 1916.

Бротерус В. Ф. и Л. И. Савич. Список мхов, собранных А. А. Еленкиным в 1902 г. в Саянских горах и в Монголии. Изв. Главн. Бот. сада, XXX, 1—2, 1931.

(Бруттан) Bruttan A. Ueber die einheimischen Laubmoose. Sitzungsber. d. Naturforcsh. Gesellsch. Univ. Dorpat, IX, Dorpat, 1892.

Буш Н. А. О болотах озерного происхождения в Балкарии и Дигории (Центр. Кавказ). Тр. Бот. музея Акад. Наук СССР, XXV, Л., 1932.

(Варнсторф) Warnstorf C. Zur Bryo-Geographie des Russischen Reiches. Hedwigia, 53—54, Dresden, 1913—1914.

Васильева Л. Н. К флоре сфагновых мхов северо-запада Казанского края. Учен. зап. Казанск. Гос. унив. им. В. И. Ульянова-Ленина, 93, 6, 1933.
Васильева Л. К флоре мхов Марийской автономной области. — Учен. зап. Казанск. Гос. унив. им. В. И. Ульянова-Ленина, 96, 6, 1936.
(Вейнман) Weinmann J. A. Syllabus muscorum frondosorum hucusque im Imperio Rossice collectorum. Bull. d. l. Soc. d. Naturalistes d. Mosc., XVIII, 1845.
Вульф Е. В. Введение в историческую географию растений. Прилож. 52 к Гр. по прикл. бот., генет. и селекц., изд. ВАСХНИЛ, Л., 1932.
Вульф Е. В. Историческая география растений. М.—Л., 1936.
Вульф Е. В. Понятие «элемент флоры» в ботанической географии. Изв. Всес. Географ. общ., 73, 2, 1941.
Вульф Е. В. Историческая география растений. История флор земного шара. Изд. АН СССР, М.—Л., 1944.
Газе О. Ф. Окрестности озера Лаче (Северного Края) в геоботаническом отношении. Бот. журн. СССР, 19, 2, 1934.
(Гейрен) Häyren E. Moosfunde 1935 von der Insel Ösel und einigen Nachbarinseln. Memor. Soc. pro F. et. Fl. Fenn., XII (1935—1936), Helsingfors, 1936.
Генкель А. А. и Е. Н. Осташева. Висячие болота горы Яман-тау на Южном Урале. Изв. Пермск. биолог. научно-исслед. инст., VIII, 6—8, Пермь, 1933.
Герасимов Д. А. Сфагновые мхи Урала и Зап. Сибири. Изв. Пермск. биолог. научно-исслед. инст. VII, 10, Пермь, 1931.
(Гиргензон) Girgensohn G. S. Naturgeschichte der Laub- und Lebermoose Liv.-Ehst.- und Kurlands. Arch. f. d. Naturkunde II, Dorpat, 1860.
Городков Б. Н. Список мхов, собранных в бассейне р. Северной Сосны Березовск. у., Тобольской губ. Ежегодн. Тобольск. губ. муз., XXVIII, 1917.
Городков Б. Н. Полярный Урал в верхнем течении реки Соби. Тр. Бот. музея АН СССР, XIX, 1926.
Городков Б. Н. Лиственные мхи (Bryinae) восточного склона Полярного Урала. Тр. Бот. музея АН СССР, XXIV, Л., 1932.
Городков Б. Н. Растительность тундровой зоны СССР. Л.—М., 1935.
Городков Б. Н. Ботанико-географический очерк Чукотского побережья. Учен. зап. Педагог. инст. им. Герцена, XXI, Л., 1939.
Григорьев А. А. Субарктика. Изд. АН СССР, М.—Л., 1946.
Двораковский М. С. О причинах разрыва между современной и бывшей северной и восточной границами граба (Carpinus betulus L.). Бюлл. Моск. общ. испыт. прир., отд. биолог., LI, 2, 1946.
Доктуровский В. К флоре мхов Амурской области. Изв. СПб. бот. сада, XII, 4, 1912.
Доктуровский В. С. Мхи торфообразователи Полесья (Минской и Волынской губ.). Вестн. торф. дела, П., 1916.
Дояренко Е. Реакция почвы в лесах, болотах и лугах. Научно-агрон. журн., III, 9, М., 1926.
Дробов В. П. Растительность в районе Якутско-Усть-Майского тракта Якутской области и округа. Тр. Почв.-бот. эксп. по исслед. колониз. р-нов Азиат. России, II, бот. исслед., 1, П., 1914.
Дылевская И. В. Материалы к познанию листостебельных мхов Грузии, II. Вестн. Гос. муз. Грузии им. Джанашиа, 15А (1952) Тбилиси, 1953.
Дылис Н. В. Материалы к географии сфагновых мхов Коми АССР. Бот. журн. СССР, 1, 1946.
Еленкин А. А. Распределение и список мхов в окрестн. Мурманской биологической станции, в работе К. М. Дерюгина. Тр. СПб. общ. естествоиспыт., XXXVII 4, 1906.
Еленкин А. А. Флора мхов Средней России. Юрьев, 1909.
Еленкин А. А. и И. А. Бекетов. Четырнадцать спорологических экскурсий в окрест. Приморской ж. д. от ст. Лахта до ст. Дюны, предпринятых в 1918 году. Изв. Главн. Бот. сада, XIX, 1, 1919.
Зеров Д. К. Нотатки до мохової фльори України. Журн. Біо-ботан. циклу ВУАН, 3—4, 1932.
(Зеров) Zerow D. K. Die Stratigraphie der Torflagerstätten der Ukraine als eine der Grundlagen der quartären Geschichte der Vegetation und des Klimas des Landes. «Die Quartärperiode», 4, 1932.
Зеров Д. К. Стратиграфія торфовищ України як одно з джерел до четвертинної історії її рослинности та клімату. Четвертинний період, 5, ВУАН, Київ, 1933а.
Зеров Д. К. Копальні торфовища Наддніпрянщини. II. Міжльодовикове торфовище в Лупининому яру в околицях с. Хмільної, Канівського району. Четвертинний період, 6, ВУАН, Київ, 1933б.

Зеров Д. К. Час та умови розвитку сфагнових боліт північно-західної України. Журн. Інст. бот. ВУАН, 2 (10), Київ, 1934.
Зеров Д. К. Болота УРСР. Рослинність і стратигр. АН УРСР, Київ, 1938.
Ивановский В. А. Список лиственных мхов из окрестностей Тобольска. Тр. Бот. музея Акад. Наук, X, 1913.
Игошина К. Н. Растительные сообщества на аллювиях Камы и Чусовой. Тр. Биолог. научно-исслед. инст. и Биолог. ст. при Пермск. Гос. унив., I, 1, Пермь, 1927—1928.
Ильин М. М. Растительность водораздельной полосы Чулым-Чичкаюл. Предв. отч. о ботан. исслед. в Сибири и в Туркестане в 1914 г., П., 1916.
Ильинский А. П. Растительность земного шара. Изд. АН СССР, М.—Л., 1937.
Кац Н. Я. Болота Европейской части Союза ССР, I—II. Водные и болотные растительные ценозы и закономерности их структуры. Бот. журн. СССР, 21, 3, 4, 1936.
Кац Н. Я. Болота и торфяники. Учпедгиз, 1941.
Кац Н. Я. Сукцессии флоры мхов на севере Сибири в послеледниковое время. Бот. журн. СССР, 29, 5, 1944.
Кац Н. Я. Болота Советской Азии (опыт районирования). Бюлл. Моск. общ. испыт. прир., отд. биолог., LI, 2, 1946.
Келлер Б. А. По долинам и горам Алтая. I. Тр. Общ. естествоиспыт. при Казанск. унив., XLVI, 1, Казань, 1914.
Келлер Б. А. Растительность Воронежской губ. Матер. по ест.-ист. исслед. Воронежск. губ., II, Воронеж, 1921.
Кеппен В. Основы климатологии. (Климаты земного шара). М., 1938.
Комаров В. Л. Введение к флорам Китая и Монголии. Тр. Петерб. бот. сада, XXIX, 2, СПб., 1908.
Коржевин В. С. Растительность долины реки Алдана. — Тр. СОПС, сер. Якутская, 16, изд. АН СССР, Л., 1934.
Коржинский С. и П. Крылов. Список лиственных мхов, собранных в Казанской губернии в 1882 и 1883 годах. Тр. Общ., естествоиспыт. при Казанск. унив., XXXIX, 2, Казань, 1904.
Корчагин А. А. К бриофлоре Вологодской губернии. Sphagnaceae. — Журн. Русск. Ботан. общ., 12, 4, Л., 1928.
Корчагин А. А. Растительность северной половины Печорско-Ылычского заповедника. Тр. Печорско-Ылычск. зап., II, М., 1940.
Крашенинников И. М. и С. Е. Кучеровская-Рожанец. Растительность Башкирской АССР. Природн. ресурсы Башк. АССР, I. Совет по изуч. произв. сил. Изд. АН СССР, 1941.
Криштофович А. Н. Очерк растительности Око-Ангарского края (Иркутской губ.). Тр. Почв.-бот. экспед. по исслед. колониз. р-нов Азиат. России, II, Ботан. исслед., 3, СПб., 1913.
Криштофович А. Н. Каталог растений ископаемой флоры СССР. Палеонтология СССР. Приложение к т. XII, 1941.
Крылов П. Материалы к флоре споровых растений Алтая и Томской губернии. Изв. Томск. Гос. унив., 75, Томск. 1925.
Кузнецов Н. И. Материал по исследованию почв и растительности в средней части Томской губ. Тр. Почв-бот. экспед. по исслед. колониз. р-нов Азиат. России, ч. II. Ботан. исслед., 1912, 2, П., 1915.
Кузнецов Н. И. Очерк растительности Нарымского края Томской губ. Тр. Почв.-бот экспед. по исслед. колониз. р-нов Азиат. России, ч. II. Ботан. исслед., 1911, 1. П., 1915.
Кузнецов Н. И. О болотах Нарымского края Томской губ. Болотоведение, 1, Минск, 1915.
Кузнецов Н. И. Растительность Енисейской лесотундры. Предв. отч. о ботан. исслед. в Сибири и в Туркестане в 1914 г., П., 1916.
Кузнецов Н. И. «Лайды» в низовьях р. Енисея, их строение, образование и место в классификационной схеме болотно-лесных образований. Тр. Полярн. комисс. АН СССР, 12, Л., 1932.
Курский П. К бриологии южного побережья оз. Ильмень. Тр. Бот. сада Юрьевск. унив, 9, 2—3, 1908.
(Лаасимер) Laasimer L. Eesti nsv tähtsamate metsasammalde määraja. Tartu, 1948.
Лавренко Е. М. О генезисе сфагновых болот в пределах степной зоны в бассейнах рек Буга, Днепра и Дона. Сов. бот., 3, 1936.
Ладыженская К. И. Заметка о семействе Mniaceae из Хибин. Тр. Бот. инст. АН СССР, сер. II, Споровые растения, 3, Л., 1936.
Лазаренко А. С. Матеріяли до флори листяних мохів України. Вісн. Київськ. Бот. саду, III, Київ, 1925.

Лазаренко А. С. Визначник листяних мохів УРСР. Київ, 1936.
Лазаренко А. С. Краткий определитель лиственных мхов Дальнего Востока. Владивосток, 1936.
Лазаренко А. С. Матеріали до бріофлори Середньої Азії. Журн. Інст. Бот. АН УРСР, 26—27, Київ, 1938.
Лазаренко А. С. Листяні мохи Радянського Далекого Сходу. Бот. журн. АН УРСР, II, 1, Київ, 1941.
Лазаренко А. С. Tetraphis trachypoda Kindb. в Ероні в зв'язку з походженням бореальної флори. Наукові зап. Київск. Держ. унів, ім. Шевченко, VII, 6, Київ, 1948.
Лазаренко А. С. Определитель лиственных мхов БССР. Минск, 1951.
Левина Ф. Я. Материалы к стратиграфии торфяников Черниговского Полесья. Изв. Крымск. пед. инст. 8, Харьков, 1936.
Леонтьев А. М. Сфагновые мхи Сысольского района Автономной области Коми. Тр. БИН АН СССР, сер. II. Споровые раст., 1, Л., 1933.
(Линдберг и Арнелль) Lindberg S. O. et H. W. Arnell. Musci Asiae borealis. II. Laubmoose. Kongl. Sv. Vet.-akad. Handl., 23, 10, Stockholm, 1890.
(Липпмаа) Lippmaa Th. Beiträge zur Kenntnis der Flora und Vegetation Südwest Estlands. Arch. f. d. Naturk. Estl. II, ser., XIII, 3, Dorpat, 1932.
Мазарович А. Н. Историческая геология. М.—Л., 1938.
(Малта) Malta N. Beiträge zur Moosflora des Gouvernements Pleskau mit besonderer Berücksichtigung des kalksteingebietes der Welikajamündung. Riga, 1919.
(Малта) Malta. N. Übersicht des Moosflora des Ostbaltischen Gebietes II. Laubmoose. Acta Horti Bot. Univ. Latv, V, Riga, 1930.
(Малта Е. и Стаутманис И.) Malta N. u. Stautmanis I. Übersicht der Moosflora des Ostbaltischen Gebietes. I. Acta Horti Bot. Univ. Latv., I, 1926.
Маркевич Н. Реки Полтавской губернии. Зап. Русск. Географ. общ., XI, СПб., 1856.
Марков К. К. История северо-западной части Ленинградской области в поздне- и послеледниковое время. Бюлл. Инф. бюро Ассоц. для изуч. четверт. отлож. Европы, 3—4, Л.—М., 1932.
(Минкевичус) Minkevičius A. Pradmenys Lietuvos Samanu florai tirti. Beiträge zur Moosflora Litauens. Scripta Hort. Bot. Univ. Vytauti Magni, 1, Kaunas, 1931.
(Минкевичус) Minkevičius A. Beiträge zur Moosflora Litauens. Mém. d. l. Facult. d. Sc. d. l'Univ. d. Lithuanie, V, 2, 1931.
(Мёллер) Möller H. Die Laubmoose Kamtschatkas. Hedwigia, 67, 1927.
(Мюллер) Müller C. Musci Tschuctschici (3). Bot. Centralbl., XVI, 4 (43), Cassel, 1883.
Навашин С. Материал для бриологической флоры Пермской губ. Изв. Петровск. Акад., XI, 1888.
Нейштадт М. И. К вопросу о построении классификации торфов. Ботан. журн. СССР, XXVIII, 2, 1943.
Никитина Е. Альпийские болота левых притоков р. Уйменя, притока Бии. Изв. Томск. Гос. унив., 79, 1, Томск, 1927.
Перфильев И. А. Список мхов, собранных в Вологодской губ. и определенных проф. Бротерусом. Тр. Бот. сада Юрьевск. унив., XIV, 4, 1914.
Петров И. П. Болота долины Яхромы. Ботан. исслед. болот долины Яхромы в Дмитровском у., Московской губ. в 1909 и 1911 гг. Отчет Департ. землед. и Дмитровск. уезд. земств., М., 1912.
Пидопличка И. Г. Очерк четвертичной палеогеографии Украины. Тр. Инст. географии, XXXVII, 1946.
Плутенко И. Очерки кавказской флоры бесцветковых. Мхи. Зап. Киевск. общ. естествоиспыт., III, 3, Киев, 1873.
Покровский А. Материалы для флоры мхов окрестностей Киева. Унив. изв., XXXII, 8, Киев, 1892.
Поле Р. Р. Материалы для познания растительности северной России I. К флоре мхов Северной России. Тр. Бот. сада Петра Великого, XXXIII, 1, 1915.
Пьявченко Н. И. Зотинские болота Курской области. Тр. Инст. леса, XIII, М., 1953.
Работнов Т. А. О болотах центральной Якутии. Изв. Гос. Географ. общ., 71, 4, 1939.
Радде Г. И. Коллекции Кавказского музея. II. Ботаника. Тифлис, 1901.
Рубин А. И. Растительность долины р. Чуни, притока Подкаменной Тунгуски. Тр. Полярн. комисс. АН СССР, 21, Л., 1935.

(Руссов) Russow Ed. Flora der Umgebung Reval's. Arch. f. d. Naturk. v. Liv., Est. u. Kurland, 2 ser., III, 1862.

Савич В. П. и Л. И. К изучению мхов Новгородской губернии. Изв. Главн. Бот. сада, XVI, 1—2, 1916.

Савич Лидия. Список мхов Архангельской губернии. Изв. Главн. Бот. сада РСФСР, XX, 1, П., 1921.

Савич-Любицкая Л. И. Отчет о командировке консерватора Л. И. Савич-Любицкой в Олонецкую губ. в 1920 и 1921 гг. Изв. Главн. Бот. сада РСФСР, XX, 2, П., 1921.

Савич Л. Список мхов Южно-Уссурийского края. Тр. Главн. Бот. сада РСФСР, XXXIX, 1, П., 1923.

Савич Л. И. Флора торфяных мхов Камчатки. Изд. АН СССР, Л., 1932.

Савич Л. И. К флоре мхов Камчатки. Тр. БИН АН СССР, сер. II, Споровые растения, Л., 1935.

Савич-Любицкая Л. И. «Г. Гамс. Четвертичное распространение мхов». Сов. бот., 4. 1935.

Савич Л. И. Материалы к флоре мхов острова Сахалина. Вестн. Дальневост. фил. АН СССР, 19, М.—Л., 1936.

Савич-Любицкая Л. И. Бриологическая поездка на Новую Землю летом 1935 г. Сов. бот. 4, 1936.

Савич-Любицкая Л. И. Двадцатилетие советской бриологии. Сов. бот., 5, 1937.

Салазкин А. С., Ф. В. Самбук, О. С. Полянская и М. И. Пряхин. Оленьи пастбища и растительный покров Мурманского округа. Тр. Арктич. инст., LXXII, Оленеводство. Л., 1936.

Самбук Ф. В. Растительные ассоциации на желто-подзолистых почвах Коношской дачи Вологодской губ. Журн. Русск. Бот. общ., XII, 1—2, 1927.

Самбук Ф. В. Ботанико-географический очерк долины реки Печоры. Тр. Бот. музея АН СССР, XXII, 1930.

Самбук Ф. В. Наблюдения над сосновыми борами и ключевыми болотами долины и бассейна р. Облы, притока р. Луги. Тр. Бот. музея АН СССР, XXII, 1930.

Самбук Ф. В. Печорские леса. Тр. Бот. Музея АН СССР, XXIV, 1932.

Самбук Ф. В. Кормовые угодья тундр Ненецкого округа Сев. края. Сов. оленеводство, 1, (1933) 1934.

Соболев Д. Н. О четвертичном морфогенезе на Украине. Тр. II Международн. конф. Ассоц. по изуч. четверт. пер. Европы, 2, Л.—М., 1933.

Соколова Л. А. Растительность района Лоухи- Кестеньгского тракта (Карелия). Тр. Бот. инст. АН СССР, сер. III, Геоботаника, 3, М.—Л., 1936.

Сорокин Н. Материалы для флоры Урала. Тр. Общ. естествоисп. при Казанск. унив., V, 6, Казань, 1876.

Сочава В. Б. К фитосоциологии темнохвойного леса. Журн. Русск. Бот. общ., 15, 1—2, 1930.

Сочава В. Б. Растительные ассоциации Анабарской тундры. Журн. Русск. Бот. общ., 19, 3, Л., 1934.

Спиридонов М. Д. Материалы к изучению растительных ландшафтов в Западной Сибири, II. Изв. Главн. Бот. сада, 27, 1, 1928.

Сукачев В. Н. Основные черты развития растительности СССР во время плейстоцена. Матер. по четвертич. периоду СССР, М.—Л., 1936.

Сукачев В. Н. Материалы к изучению болот и торфяников озерной области. Тр. Пресноводн. биолог. ст. СПб. общ. естествоиспыт., II, 1906а.

Сукачев В. Н. Материалы к изучению болот и торфяников степной области Южной России. Изв. Лесн. инст., XIV, СПб, 1906б.

Сюзев П. В. Состав бриологической флоры Пермского края. Bull. d. la Soc. Imp. d. Naturalist d. Moscou. XII, М., 1899.

Титов И. А. Взаимодействие растительных сообществ и условий среды. Сов. наука, М., 1952.

Тихомиров Б. А. О лесной фазе в послеледниковой истории растительности севера Сибири и ее реликтах в современной тундре. Сб. матер. по истории флоры и растит. СССР, I, М.—Л., 1941.

Тихомиров Б. А. О значении избежавших плейстоценового оледенения частей евразиатской Арктики для формирования ее флоры и растительности. Природа, 10, 1946а.

Тихомиров Б. А. Пути формирования растительного покрова арктической Евразии в четвертичном периоде. — Сов. ботан., XIV 5, 1946б.

Толмачев А. И. К вопросу о происхождении тайги как зонального растительного ландшафта. Сов. Бот. 4, 1943.

(Томсон) Thomson P. Vorläufige Mitteilung über neue Fundorte und Verbrei-

tungsgebiete einiger Moorpflanzen in Estland. Sitzungsbericht d. Naturfor. Gess. bei d. Univ. Dorpat, XXXI, 3—4, 1924.

(Томсон) Thomson P. Zur Frage der arktisch-alpinen Relikte auf Saaremaa-Oesel. Memor. Soc. F. et Fl. Fenn. 12 (1935—1936), Helsingforsiae, 1936—1937.

Тумаджанов И. И. Очерк болотной растительности долины Теберды. Тр. — Тбилисск. бот инст., XII, Тбилиси, 1948.

Тюлина Л. Н. О лесной растительности Анадырского края и ее взаимоотношениях с тундрой. Тр. Аркт. инст., XL, 1936.

Тюлина Л. Н. Материалы по высокогорной растительности Баргузинского хребта. Землеведение Моск. общ. испыт. прир., II, (XLII) 1948.

Тюремнов С. Н. К флоре Среднего Урала. Изв. Биолог. н.-и. инст. и Биолог. ст. при Пермск. Гос. унив., VI, 3, Пермь, 1928.

Тюремнов С. Н. Торфяные месторождения. М.—Л., 1940.

Федченко Б. А. и Н. А. Мосолов. Материалы для флоры мхов Можайского у. Московской губ. Тр. СПб. бот. сада, XVIII, 1900.

(Цикендрат) Zickendrat E. Beiträge zur Kenntnis der Moosflora Russlands I u. II. Bull. d. la. Soc. Imp. d. Naturalist. d. Moscou, VIII, 1894; XLV, 1900.

Цингер Н. Материалы для бриологической флоры Тульской губ. Тр. СПб. общ. естествоиспыт. XXIII, 1893.

Цинзерлинг Ю. Д. Очерк растительности болот по среднему течению р. Печоры. Изв. Главн. Бот. сада СССР, XXVIII, 1—2, 1929.

Цинзерлинг Ю. Д. География растительного покрова северо-запада Европейской части СССР. Тр. Геоморфолог. инст., сер. физ.-географ., 4, 1932.

Цинзерлинг Ю. Д. Растительность болот. Растительность СССР, I, Изд. АН СССР, Л.—М., 1938.

Черкасова-Наливкина Е. В. Эволюция растительных сообществ на осушаемом болоте. Тр. Новгород. сельскохоз. болотн. опытн. ст., XI, Новгород, 1926.

Шатский Н. С. Гипотеза Вегенера и геосинклинали. Изв. АН СССР, сер. геологич., 4, М.—Л., 1946.

(Шафнагель) Szafnagiel K. Zapiski bryologiczne. Wydawnictwa Tow. Przyj. Nauk w. Wilnie, I, Wilno, 1908.

Шенников А. П. и М. М. Голубева. Растительность болотного участка Архангельского болотного опытного поля. Тр. Арханг. болотн. опытн. ст., Архангельск, 1930.

Шумилова Л. О бугристых торфяниках южной части Туруханского края. Изв. Томск. отд. Гос. Русск. Бот. общ., III, 1—2, Томск, 1931.

(Эклунд) Eklund O. Ein Artenverzeichnis von der Insel Odinsholm (Osmussor) in NW- Estland. Memor. Soc. pro F. et Fl. Fenn., 12, 1935.

Amann J. Flore des mousses de la Suisse I, Lausanne, 1912.

Amann J. Bryogéographie de la Suisses II. Matér. Flore Cryptogam. Suisse, VI, 2, Zurich, 1928.

Amann J. Flore des mousses de la Suisse III. Revision et Addition. Matér. Flore Cryptog. Suisse, VII, 2, Zurich, 1933.

Berggren S. Musci et Hapaticae Spitzbergenses. Sv. vet. Akad. Handl. 13, 7, Stockholm, 1875.

Boulay N. Muscinées de la France. Paris, 1884.

Braithwaite R. The British moss-flora, II, 16. London, 1895.

Brenner. W. Beiträge zur Edaphischen ökologie der Vegetation Finnlands, I. Acta Botan. Fenn., 7, Hilsingforsiae. 1930.

Bridel. Muscologiae recentiorum. Supplementum seu species muscorum, III, Gothae, 1817.

Bridel. Bryologia universa. I, Lipsiae, 1826; II, Lipsiae, 1827.

Brotherus V. F. Die Laubmoose Fennoskandias. Helsingfors, 1923.

Brotherus V. F. Musci in Engler und Prantl. Die natürlichen Pflazenfam., 10, 11, Leipzig, 1924, 1925.

Bruch Ph., W. Ph. Schimper, et Th. Gümbel. Bryologia europaea, IV. Stuttgartiae, 1836—1851.

Bryin N. Bryophyta in itinere polari Norvagorum secundo collecta. 1907.

Bryologia europaea см.: Bruch Ph., W. Ph. Schimper, et Th. Gümbel.

Cardot J. et V. F. Brotherus. Botanische Ergebnisse der Schwedischen Expedition nach Patagonien und dem Feuerlande 1907—1909. Les mousses. Sv. Vet. Akad. Handl. 63, 10, Stockholm, 1923.

Cardot J. et J. Thériot. The mosses of Alaska in Harrimann Alaska expedition, V, 1904.

Casares Gil A. Enumeration y distribution geografic de las Muscineas de la Peninsula Iberica. Trab. d. Mus. Not. d. sci., nat., ser. botan., 8, Madrid, 1915.
Demaret F. Prodrome des mousses de Belgique. Bull. jorn. bot. d. l'ot Bruxelles, XVII, 3—4, 1945.
Dixon H. N. Studies in the bryology of New Zealand. IV. New Zealand inst. Bull. 3, Wellington, 1926.
Dixon H. N. Muscineae. Fossilium Catalogus. II. Plantae. Berlin, 1927.
Dixon H. N. Classification of Mosses in Verdoorn, Manual of Bryology, 1932.
Dixon H. N. and H. G. Jameson. The students Handbook of british mosses. London, 1924.
Dusen P. Beiträge zur Laubmoosflora Ostgrönlands und der Insel Jan Mayen. Beh. Sv. Vet. Akad. Handl. 27, III, 1, Stockholm, 1901.
Dusen P. Patagonian and Fuegian mosses. Reports of the Princ. Univ. Exped. Patagon. 1896—1899, VIII, 3, Stuttgart, (1903) 1904.
Ehrhart Fr. Phytophylacium. Hannover. 1788.
Elssmann E. Studien über wasserbewohnende Laubmoose. Hedwigia, 64, Dresden, 1923.
Fehlner C. Ueber ein verzweigtes Moossporogonium an Meesea uliginosa Hedw. Österr. Botan. Zeitschr., XXXII, 6, 1882.
Fleischer. M. Die Musci der Flora von Buitenzorg., IV, Leiden, 1915—1922.
Funck. Deutschlands Moose. Ein Taschenherbarium zum Gebrauch auf botanischen Exkursionen. Bayrenth, 1820.
Gams. H. Quaternary distribution in Verdoorn, Manual of Bryology, 1932.
Gams H. Kleine Kryptogamenflora von Mitteleuropa, I. Jena, III Aufl., 1950.
Grebe C. Studien zur Biologie und Geographie der Laubmoose. Hedwigia, 59, 1918.
Grout A. J. Moss flora of North America north of Mexico, II, 3, 1935.
Györffy I. Abnormitäten von Physcomitrium piriforme aus Siebenbürgen und von Meesea trichodes aus der Hohen-Tatra. Zeitschr. Ungar. Botan. Blätter, XXXIII, 1-12, Budapest, 1934.
Hagen I. Musci Norvegiae borealis. Trømso Mus. Aarsh. 21 och 22, Afd. 3, 1 (1898—1899), Trømso, 1904.
Hagen I. Forarbejder til en norsk Løvmosflora. Meeseaceae, Georgiaceae, Disceliaceae, Neckereceae, Pseudoleskeaceae, Thuidiaceae, Leskeaceae. Trondhjem, 1909.
Hampe E. Plantae Muellerianae. Musci frondosi in Australasia felici lecti. Linnaea. 28, Helle, 1856.
Hampe E. Das Moosbild Verhandl. zoolog.-botan. Gesellsch. in Wien, 21, Wien, 1871.
Hedwig I. Fundamentum Historiae naturalis muscorum frondosorum. Lipsiae, 1782.
Hedwig I. Species muscorum frondosorum. Lipsiae, 1801.
Herzog Th. Die Pflanzenwelt der bolivischen Anden und ihres östlichen Vorlandes in Engler u. Drude, Die Veget. d. Erde, Leipzig. 1923.
Herzog Th. Geographie der Moose. Jena, 1926.
Herzog Th. Geographie in Manual of Bryology, X, 1932.
Hesselbo A. The Bryophyta of Iceland, in The Botany of Iceland von Kolderup-Rosenwinge u. E. Warming I, 1—2, Copengagen, 1918.
Hooker J. D. Handbook of the New Zealand Flora. I—II. London, 1867.
Hooker and Taylor. Muscologia britanica. London, 1827.
Husnot T. Muscologia Gallica. I. 1884—1890; II, 1892—1894.
Irmscher E. Pfnanzenverbreitung und Entwicklung der Kontinente. II. Mitteil. Inst. f. Allgem. Botan. in Hamburg, 8, Hamburg (1929) 1931.
Jaeger A. Genera et species muscorum systematice disposita seu Adumbratio florae muscorum totius orbis terrarum. Bericht ü. d. Thät. d. st. Gall. naturwiss. St.-Gallen, 1875.
Jensen C. Mosser fra Ost-Grønland. Meddel. om Grøgland., XV, 1897.
Jensen C. Danmarks mosser, II. København, 1923.
Jensen C. Skandinaviens Bladmossflora, København, 1939.
Juratzka J. Laubmoosflora von Oesterreich-Ungarn. Wien, 1882.
Kabiersch W. Studien über die ostasiatischen Arten einiger Laubmoosfamilien, II. Hedwigia, 77, 2/3, Dresden (1937), 1938.
Kindberg N. C. Die Arten der Laubmoose Schwedens und Norwegens. Bih. till K. sv. vet. Ak. Handl. 7, 9. Stockholm, 1883.
Kindberg N. C. Genera of European and North-American Bryineae (Mosses). Göteborg, 1897a.
Kindberg. N. C. Species of European and Northamerican Bryineae (Mosses), II, Linköping, 1897b.

Kindberg N. New Northamerican Bryineae. Rev. bryol, 32, 2, 1905.
Koppe F. Zur Geographie der Moorflora von Schleswig-Holstein. Sond. Schift. d. Naturwiss. Ver. f. Schleswig-Holst., XVIII, 1, 1927.
Kotilainen M. J. Untersuchungen über die Beziehungen zwischen der Pflanzendecke der Moore und der Beschaffenheit, besonders der Reaktion des Torfbodens. Wissensch. Veröf. Finn. Moorkulturver., 7, Helsinki, 1927, 1928.
Kotilainen M. J. Über das boreale Laubmooselement in Ladoga-Karelien. Eine Kausal-ökologische und floristische Studie. Ann. Soc. Zool.-Bot. Fenn., Vanamo, II, 1, Helsinki, 1929.
Kotilainen M. J. Zur Frage der pH-Amplitude einiger Moorpflanzen. Wissensch. Verof. Finn. Moorkultver., 13, Helsinki, 1933.
Kulczynski S. Torfowiska Polesia, 1, 2, Krakow, 1939, 1940.
Kupffer K. R. Grundzüge der Pflanzengeographie des Ostbaltischen Gebietes. Abhandl. d. Herder-Inst. zu Riga, I, 6, Riga, 1925.
Lange J. et Jensen C. Grønlands Mosser (Muscineae). Meddel. om Grønl., III, Kjøbenhavn, 1887.
Lesquereux a. James. Mosses of North America. Boiston, 1884.
Lijst N. Der Nederlandsche Blad en Levermossen. Prodrom. Florae Batavae, II, 1, Musci frondosi et hepaticae, 1893.
Limpricht G. Die Laubmoose Deutschlands, Oesterreichs und der Schweiz. In Rabenhorst Kryptogamen-Flora, IV, 2, Leipzig, 1895.
Lindberg S. O. Musci scandinavici in systemate novo naturali dispositi. Upsaliae, 1879.
Loeske L. Moosflora des Harzes. Leipzig, 1903.
Loeske L. Zur Moosflora von Berlin. Verhandl. Botan. Ver. Provinz. Brandenburg, 67, 1925.
Loeske L. Der Einfluss des Wassers auf Papillen und Mamillen. Folia Cryptogamia, I, 4, 1926.
Lorch W. Anatomie der Laubmoose in Linsbauer, Handb. d. Pflanzenanatomie, VII Berlin, 1931.
Macoun and Kindberg. Catalogue of Canadian plants. Part VI — Musci. Montreal, 1892.
Meylan Ch. Contribution á la connaissance de la flore bryologique de l'Islande. Bericht. d. Schweiz. Botan. Gesselsch. 50, Bern, 1940.
Milde J. Bryologia Silesiaca. Leipzig, 1869.
Mitten. Musci Indiae orientalis. Journ. of the Prac., of the Linn. Soc., Suppl., I, 1859.
Möller Hj. Lövmossornas utbredningi Sverige. XIII. Meeseaceae. Ark. f. Botanik 28A, 4, Stockholm, 1936.
Mönkemeyer W. Die Laubmoose Europas in Rabenhorst Kryptogamen-Flora, IV. Leipzig, 1927.
Müller C. Synopsis muscorum frondosorum, I—II. Berlini, 1849—1851.
Müller C. Bryologia Austro-Georgiae. Ergebn. d. Deutsch. Polar. Exped., II, 11, Berlin, 1890.
Müller C. Bryologia Serrae Itatiaiae. Bull. d. l'Herb. Boiss. VI, 2, Genéve, 1898.
Palisot de Beauvois. Prodrome des cinquiéme et sixiéme familles de l'Aetheogamie. Les mousses, les Lycopodes. Paris, 1805.
Paris F. Index bryologicus. I—V, 1904—1906; Suppl. I, 1900.
Paul H. Zur Bryogeographie des Bayerischen Waldes. Ann. Bryol. II, Hague, 1929.
Pax F. Grundzüge der Pflanzenverbreitung in der Karpathen, I—II, in Engler u. Drude Veg. d. Erde, II, 1898; X, 1908.
Persson H. Bryophytes from the bottom of some lakes in north Sweden. Botaniska Notiser, 1942.
Podpera J. Beiträge zu der Kryptogamenflora der bulgarischen Hochgebirge. Beih. Bot. Centralbl., XXVIII, 2, 1911.
Podpera J. Die von mir an der dritten I. P. E. gesammelten Bryophyten. Veröf. d. geobotan. Inst. Rübel in Zürich, 1, Zürich, 1924.
Renauld et Cardot. Musci Americae septentrionalis, exoperibus novissimis recensiti et methodice dispositi. Rev. bryol. 19, 5—6, 1892; 20, 1—2, 1893.
Renauld F. et J. Cardot. Musci Americae septentrionalis exsiccati. Bull. Herb. Boiss. 4, 1, Genéve, 1896.
Roth G. Die europäischen Laubmoose, II, Leipzig, 1905.
Röll J. Beiträge zur Moosflora von Nord-Amerika. Hedwigia, 36, Dresden, 1897.
Sanio C. Bryologische Fragmente, I. Hedwigia, 26, 3, Dresden, 1887.
Stark P. Beiträge zur Kenntnis der eiszeitlichen Flora und Fauna Badens. Ber. Naturfor. Gesselsch., XIX, 2, Freiburg in Baden, 1912.

Szafran B. Materjały do flory mchów Karpat Pokuckich. Kosmos, ser. A, LXI, II—III, Lwow, 1936.

Theriot I. Additions á la flore bryologique de la Colombie. Rev. bryol., X, 1—3, Paris, 1937.

Vilhelm J. Addiamenta floristica in bryofloram montenegrinam. Acta Botan. Bohemica, II, 1923.

Wahlenberg G. Flora lapponica. Berolini, 1812.

Waren H. Untersuchungen über Sphagnumreiche Pflanzengesellschaften der Moore Finnlands. Acta Soc. pro F. et Fl. Fenn., 55, 8, Helsingfors, 1924—1929.

Warnstorf C. Laubmoose in Kryptogamenflora der Mark Brandenburg, II. Leipzig, 1906.

Weber et Mohr. Naturhistorische Reise durch einem Theil Schwedens. Göttingen, 1804.

Weber et Mohr. Botanisches Taschenbuch auf das Jahr 1807. Erste Abt. Filices, Musci frondosi et hepatici, Kiel, 1807.

Wettstein. Genetik in Verdoorn, Manual of Bryology. Hague, 1932.

Wildeman et Durand. Prodrome de la flore Belge, II. 1898.

Wijk R. Morphologie und Anatomie der Musci in Manual of Bryology. Hague, 1932.

Zastrow E. Experimentelle Studien über die Anpassung von Wasser und Sumptmoosen. in Kolkwitz, Pflanzenfors. 17, Jena, 1934.

ТРУДЫ БОТАНИЧЕСКОГО ИНСТИТУТА ИМ. В. Л. КОМАРОВА
АКАДЕМИИ НАУК СССР

СЕРИЯ II, ВЫП. 10, 1956

А. Л. АБРАМОВА

МХИ СЕВЕРО-ВОСТОКА АЗИИ

Изучение видового состава флоры мхов крайнего северо-востока нашей страны до сих пор сводилось к обработке относительно небольших коллекций. Результаты этих обработок в основном опубликованы Мюллером (Müller, 1883), Линдбергом и Арнеллем (Lindberg et Arnell, 1889—1890), Арнеллем (Arnell, 1913, 1917, 1927), Мёллером (Möller, 1927), Л. И. Савич (1932, 1934, 1936). Некоторые сведения о мхах встречаются в статьях геоботанического содержания (Сочава, 1930а, 1930б; Васильев, 1936; Городков, 1935, 1939; Тюлина, 1936, и др.).

Из этих мест иностранными исследователями описан целый ряд новых видов мхов, совершенно неизвестных из других частей земного шара, а также приведены такие виды, которые не повторялись в последующих сборах.

Предпринятое критическое изучение флоры Советского Союза требует возможно более полного выявления видового состава мхов. В связи с этим возникает настоятельная необходимость составить определенное суждение о таксономическом значении некоторых видов при отсутствии аутентичных экземпляров. Из сборов иностранных исследователей далеко не все образцы имеются в гербариехранилищах СССР, и это в первую очередь относится к критическим видам. Необходимость строгой ревизии определяется тем, что ряд описанных видов вызывает законное сомнение (Müller, 1883), другие же, возможно, указывались ошибочно. Обо всех таких видах можно судить лишь на основании описаний, часто очень неполных и неточных, или же полагаться на научный авторитет авторов, указывающих эти виды. Решение этого трудного вопроса возможно только в результате подробного исследования достаточно полных сборов из районов, обследованных указанными авторами.

Что же касается собственно мхов бассейна реки Анадырь и соседних районов, то они почти вовсе не изучены. Достаточно основательно выяснена флора сфагновых мхов Анадыря и Пенжинской губы в работе Л. И. Савич (1936) — по сборам В. Б. Сочавы. Отдельные указания по другим группам мхов имеются лишь в немногочисленных геоботанических работах. Лучше освещена флора мхов Чукотского полуострова и Камчатки, откуда описан целый ряд видов.

В сводке по листостебельным мхам Дальнего Востока А. С. Лазаренко (1940—1945) в известной мере обобщил материал и по мхам северо-востока СССР, дополнив его личными определениями сборов с Охотского побережья. Однако и в этой, последней по времени, работе почти нет никаких сведений об анадырских мхах.

Обработка сборов мхов А. Т. Реутт, В. Н. Андреева и их сотрудников (сборы 1950 и 1951 гг.) дает до некоторой степени первое представление о составе флоры мхов бассейна Анадыря и других близ лежащих районов. Материалы экспедиции оказались довольно обильными и интересными в видовом отношении, что позволило обнаружить виды мхов, еще не указанные для восточной Азии, наряду с интересными и редкими в пределах северо-восточной Азии. Среди них следует отметить *Macrodiplophyllum microdontum (=Diplophyllum microdontum)*, *Scapania paludicola*, *Calypogeia Neesiana*, *Sphagnum perfoliatum*, *Andreaea alpestris*, *A. papillosa*, *A. Blyttii*, *Grimmia torquata*, *Splachnum vasculosum*, *Orthotrichum Killiasii.*

Заслуживают внимания критические виды, известные из арктической Сибири: *Mnium curvatulum* и *Drepanocladus latifolius.*

Среди листостебельных мхов не удалось выявить эндемичных видов, описанных ранее с Чукотки. Среди печеночников же обнаружен восточноазиатский эндем — чрезвычайно редкий и своеобразный вид *Macrodiplophyllum microdontum* из олиготипного рода, эндемичного для побережий Тихого океана в северном полушарии.

HEPATICAE

Сем. I. LOPHOZIACEAE

1. **Sphenolobus minutus** (Crantz) Steph. Залив Креста, горы по восточному берегу бухты Эгвекинот, на вершине горы, в расщелине скалы среди голых камней как примесь к *Grimmia torquata*, 10 VIII 1951.

2. **Lophozia quinquedentata** (Huds.) Cogniaux. Залив Креста, бухта Эгвекинот, в расщелине между крупными камнями на крутом склоне юго-восточной экспозиции как примесь к *Tortella tortuosa*, 21 VIII 1951. Анадырь, склон увала, обращенный на север, кочкарная пушицевая тундра, в мочежинах с водой как примесь к *Calliergon sarmentosum*, 16 VIII 1950.

Сем. II. SCAPANIACEAE

3. **Diplophyllum albicans** (L.) Dum. Залив Креста, горы по восточному берегу бухты Эгвекинот, на вершине горы в расщелине скалы, среди голых камней как примесь к *Macrodiplophyllum microdontum*, 10 VIII 1951.

4. **Macrodiplophyllum microdontum** (Mitt.) H. Perss. Залив Креста, горы на восточном берегу бухты Эгвекинот, на вершине горы в расщелине скалы, среди голых камней, 10 VIII 1951. Несколько прекрасных образцов. Два из них как примесь к *Dicranum spadiceum*. Почти все образцы очень крупные, хорошо развитые, но стерильные.

Этот чрезвычайно редкий и интересный печеночник был описан Миттеном (Mitten, 1890, 1891) как *Martinella microdonta* Mitt. для бухты Пловера (64°29′ с. ш. и 174°14′ в. д.) с Чукотского полуострова.

Позже Мюллер (K. Müller, 1905) отнес этот вид к роду *Scapania* под названием *Scapania microdonta* (Mitt.) C. M. Им приводится то же самое местонахождение, даются описания вида на латинском и немецком языках и рисунки с аутентичного экземпляра. К сожалению, описания и рисунки страдают неточностями и не дают полного и правильного представления о виде.

В 1928 г. Бух (Buch, 1928) обнаружил этот вид в амурской коллекции Кузеневой и Прохорова среди мхов с хребта Тукурингра. Он указывает целый ряд местонахождений: бассейн р. Зеи — р. Зея, озеро Оконон 1400 м. над ур. м., приток Зеи — Авалакан; бассейн Уркана и Гилюя. Бух имел возможность сравнить амурские образцы с оригинальным экземпляром Миттена, полученным им от Мюллера. Обильный материал позволил Буху значительно расширить и уточнить описание вида, дополнив его прекрасными оригинальными рисунками. Последние наряду с описанием и помогли установить видовую принадлежность моих образцов. В гербарии Отдела споровых растений Ботанического института АН СССР экземпляров этого вида не оказалось, несмотря на то, что оба первоначальных местонахождения относятся к территории Советского Союза.

Уже Мюллер полагал возможным отнести этот вид к роду *Diplophyllum*, но окончательное решение вопроса упиралось в отсутствие сведений о строении перианция. Только Буху в амурских сборах удалось обнаружить один стебелек с перианцием. Характерное строение последнего, а также выявленные Бухом другие признаки позволили не только подтвердить принадлежность данного вида к роду *Diplophyllum*, но и обосновать новый подрод *Macrodiplophyllum* в составе *D. microdontum* (Mitt.) Buch и *D. plicatum* Lindb. В заключении Бухом было высказано предположение о возможности произрастания этого вида на Аляске. Это соображение послужило основанием для Фрея и Кларка (Frey a. Clark, 1946) говорить о необходимости пересмотра материала из района Берингова моря и с Аляски с учетом установленных различий между *D. plicatum* и *D. microdontum*, тем более, что в статье Эванса (Evans, 1900) *D. plicatum* с Аляски приводится с указанием на варьирование перианция и папиллозности клеток листа. Судя же по рисункам, как указывают Фрей и Кларк, образцы Эванса не могут быть отнесены к *D. microdontum*, так как не имеют характерного признака этого вида: основание верхней лопасти листа не выступает в виде ушка и не охватывает стебля сбоку.

В 1946 г. Персон (Persson, 1946) обнаружил *Diplophyllum microdontum* в коллекции археолога Гейста (Geist) с о. Св. Лаврентия. Используя это указание Персона, Фрей и Кларк (1947) в дополнительном разделе включают *D. microdontum* в состав флоры мхов Северной Америки, приводят диагноз вида и рисунки по Буху и Мюллеру. В примечании они указывают, что длину верхушечных клеток листовых зубцов нельзя относить к числу признаков, отличающих этот вид от *D. plicatum*. Надежным признаком, по их мнению, может служить только папиллозность клеток листа *D. microdontum*.

В более поздней работе по мхам Аляски и Юкона Персон (Persson, 1949) присоединяет к подроду *Macrodiplophyllum* еще один тихоокеанский вид, произрастающий в Северной Америке, — *D. imbricatum* (Howe) Muell. Эту группу видов Персон предлагает рассматривать как самостоятельный род *Macrodiplophyllum*, обосновывая свою точку зрения с морфологической и географической стороны.

Macrodiplophyllum (Buch) H. Perss. — эндемичный род северной части Тихого океана (рис. 1). Приведенное мною местонахождение *M. microdontum* заполняет разрыв в ареале (Берингов пролив — Амурская область) и дает право предполагать возможность нахождения вида южнее этого пункта — по всему восточному побережью северной Азии.

Можно согласиться с Персоном относительно викарности видов *M. microdontum* и *M. imbricatum*: один является азиатским эндемом, другой — американским. Произрастание *M. microdontum* на о. Св. Лав-

рентия не противоречит такой точке зрения, так как территориально остров ближе к азиатскому материку.

Виды рода *Macrodiplophyllum*, известные в пределах СССР, разграничиваются следующими признаками.

1. Киль листа сравнительно слабо согнутый (от 0° постепенно до 70—100°). Верхняя лопасть находит на стебель, но не выдается. Лопасти на верхушках выгрызенно грубо зубчатые, зубчики тупые, немного длиннее ширины, примерно равносторонне треугольные. Кутикула чуть заметно папиллозная. Клетки края лопасти 14—18 μ. Перианций очень густо и глубоко складчатый. Выводковые

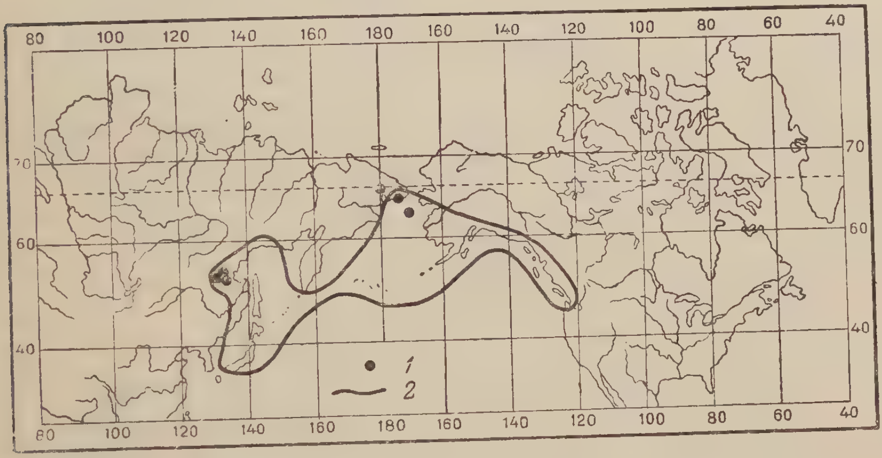


Рис. 1. Ареалы: *1 — Macrodiplophyllum microdontum* (Mitt.) H. Perss.; *2 — Macrodiplophyllum plicatum* (Lindb.) H. Perss.

тельца со слабо выступающими углами, образуются на конце лопастей листа по всему стеблю. На гнилых стволах хвойных пород, редко на скалах . . . . *Macrodiplophyllum plicatum* (Lindb.) H. Perss. (Рис. 2).

— Киль листа резко дуговидный, согнутый вниз (от 0° внезапно до 120—170°). Верхняя лопасть полностью находит на стебель и выдается, ее основание простирается в виде ушка и охватывает стебель сбоку. Лопасти по всему краю густо и остро зубчатые, за исключением выемки, зубчики шиповидные, вдвое длиннее ширины. Кутикула густо и грубо папиллозная. Клетки края лопасти 11—15 μ. Перианций более широкий, но менее густо складчатый. Выводковые тельца, с более сильно выступающими углами, образуются на конце лопастей верхушечных листьев. На скалах . . . . *Macrodiplophyllum microdontum* (Mitt.) H. Perss. (Рис. 3,4).

5. **Scapania paludicola** Loeske et K. Muell. Анадырь, склон увала северной экспозиции, кочкарная пушицевая тундра, в мочежинах, 16 VIII 1950. Вместе с *Chiloscyphus pallescens*. Очень крупная форма, с более крупными клетками листа. Край лопасти почти не имеет зубчиков. Впервые для восточной Азии. (Рис. 5).

Сем. III. PTILIDIACEAE

6. **Chandonanthus setiformis** (Ehrh.) Lindb. Залив Креста, бухта Оловянная, склон скалистой горы юго-западной экспозиции, в местах скопления мелкозема, среди камней, 2 VIII 1951.

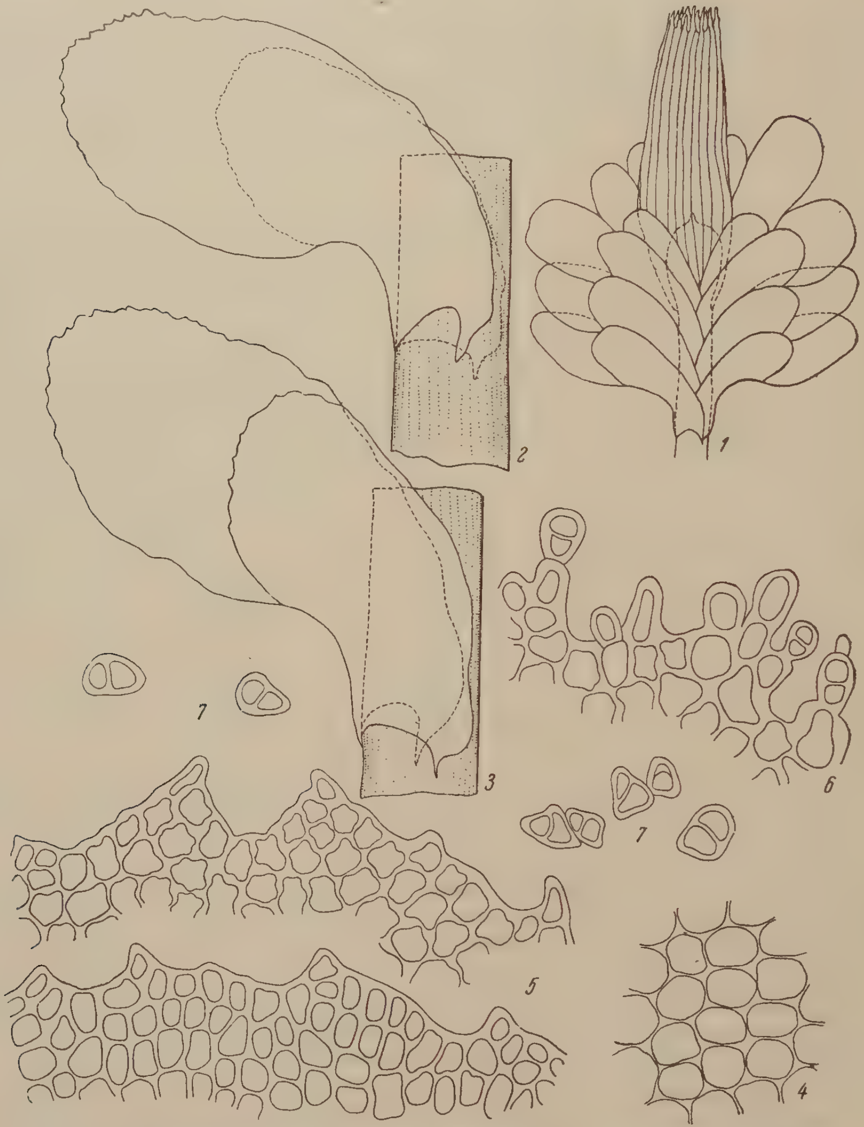


Рис. 2. *Macrodiplophyllum plicatum* (Lindb.) H. Perss. *1* — верхушка стебля с перианцием (малое увел.); *2* — вид листа на стебле с брюшной стороны; *3* — вид листа на стебле со спинной стороны; *4* — клетки в верхней части брюшной лопасти; *5* — клетки верхушки брюшной лопасти; *6* — стадии образования выводковых тел; *7* — выводковые тела. (Ориг.).

7. **Ptilidium ciliare** (L.) Hampe. Залив Креста, бухта Оловянная, слабо наклоненная морская терраса юго-западной экспозиции, осоково-разнотравная альпийская луговина, 2 VIII 1951 и 9 VIII 1951.

Бассейн р. Танюрер вместе с *Hylocomium splendens*, *Pleurozium Schreberi*, *Aulacomnium turgidum* и *Tomenthypnum nitens*, 10 IX 1950.

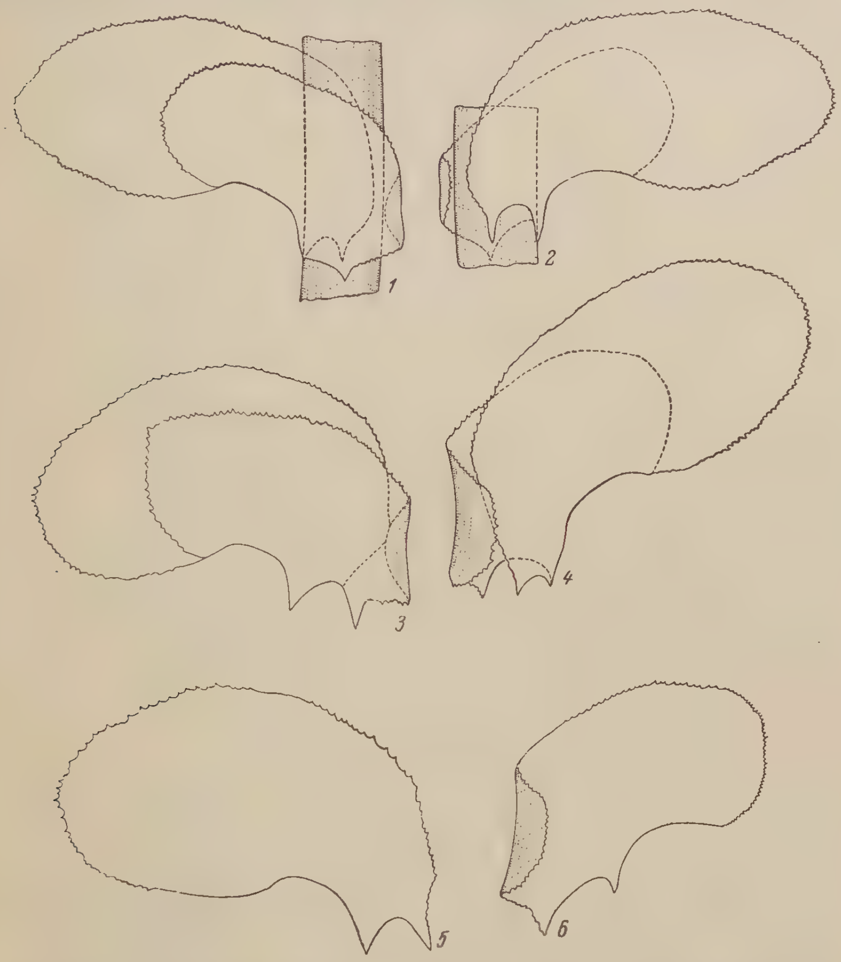


Рис. 3. *Macrodiplophyllum microdontum* (Mitt.) H. Perss. *1* — вид листа на стебле со спинной стороны; *2* — вид листа на стебле с брюшной стороны; *3* — лист со спинной стороны; *4* — лист с брюшной стороны; *5* — брюшная лопасть с внутренней стороны; *6* — спинная лопасть с внутренней стороны. (Ориг.).

Сем. IV. **HARPANTHACEAE**

8. **Chiloscyphus pallescens** (Ehrh.) Dum. Анадырь, склон увала северной экспозиции, кочкарная пушицевая тундра, в мочежинах, 16 VIII 1950.

Лист при основании ветвей ланцетный или с одним зубцом, в остальном — как типичная форма.

Сем. V. **CALYPOGEIACEAE**

9. **Calypogeia Neesiana** (Mass. et Carest.) Muell. apud Loeske. Бассейн Анадыря, в районе Анадыря, склон увала северной экспозиции,

кочкарная пушицевая тундра, по дернинкам пушицы как примесь к *Dicranum elongatum*, 16 VIII 1950.

В СССР известна для Среднего Урала, Кавказа, Сахалина, Курильских островов. Указанное местонахождение вида самое северо-восточное.

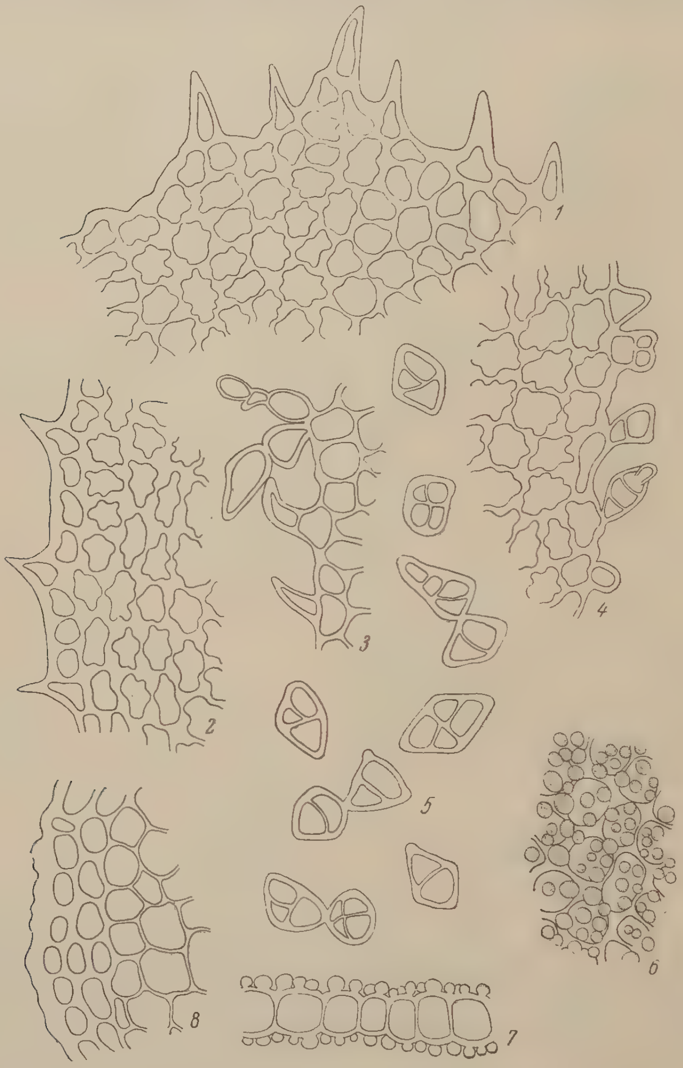


Рис. 4. *Macrodiplophyllum microdontum* (Mitt.) H. Perss. *1* — клетки верхушки брюшной лопасти; 2 — клетки нижнего края брюшной лопасти; *3*, *4* — стадии образования выводковых тел; *5* — выводковые тела; *6* — клетки в верхней части брюшной лопасти (видны крупные папиллы); *7* — клетки в верхней части брюшной лопасти на поперечном разрезе; *8* — часть поперечного разреза стебля. (Ориг.).

MUSCI

Сем. I. SPHAGNACEAE

1. **Sphagnum magellanicum** Brid. Залив Креста, низменная морская терраса, сфагновое болото, сильно увлажненное, ассоциация пу-

шицево-осоковая, часто в мочежинах, 26 VII 1951. Танюрер, вместе со *Sphagnum lenense*, *Sph. balticum*, 10 IX 1950.

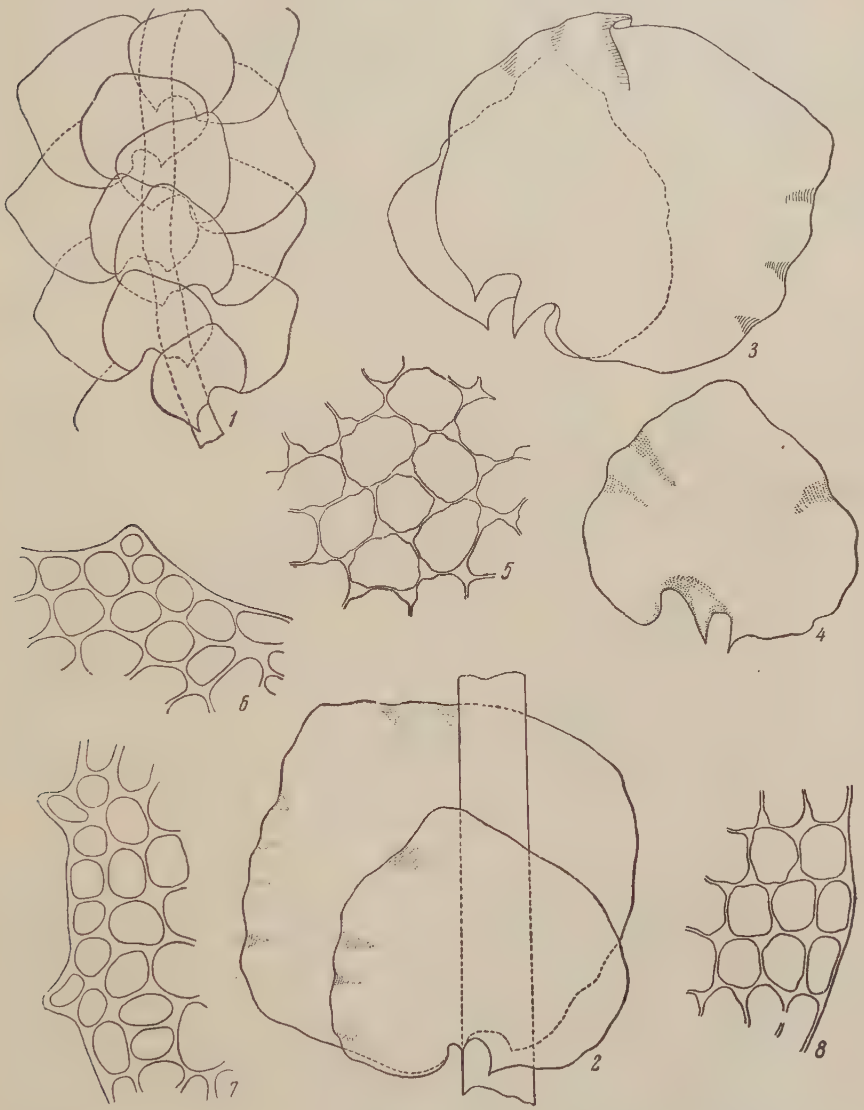


Рис. 5. *Scapania paludicola* Loeske et K. Muell. *1* — часть стебля с листьями со спинной стороны; *2* — вид листа на стебле со спинной стороны; *3* — лист с брюшной стороны; *4* — спинная лопасть; *5* — клетки средины брюшной лопасти; *6* — клетки верхушки брюшной лопасти; *7*, *8* — клетки края брюшной лопасти. (Ориг.).

2. **Sphagnum imbricatum** (Hornsch.) Russ. Анадырь: северный склон увала, кочкарная пушицево-кустарничковая тундра, между дернин пушицы в мочежинах, 6. VIII 1950; кочкарная пушицевая тундра, редко, пятнами со *Sphagnum Warnstorfii*, 16 VIII 1950. Близ пос. Танюрер, надпойма, полигонально-валиковое болото, образует сплошной покров на полигонах между валиками, 2 IX 1950. Бассейн р. Кейювеем

в верхнем течении, на юго-запад от горы Кукеней, берега ручья, ассоциация тальниковая со злаками, 3 VIII 1951.

3. **Sphagnum compactum** DC. Марковский район, в $8^1/_2$ км от устья р. Орловки, на северо-запад от левого берега, западина мезорельефа, ассоциация ерниково-ивняковая — кустарничково-травяная, 29 VII 1951.

4. **Sphagnum squarrosum** Crome. Анадырский район: в районе поселка Хатырка, на левом берегу р. Хатырки, берег озера, ассоциация осоково-сфагновая, 1 VIII 1951; северный склон горы, кустарничково-пушицевая тундра по склону, мочежины между пушицевыми кочками — буграми, 6 VIII 1950. Чукотский район, к юго-востоку от пос. Красная

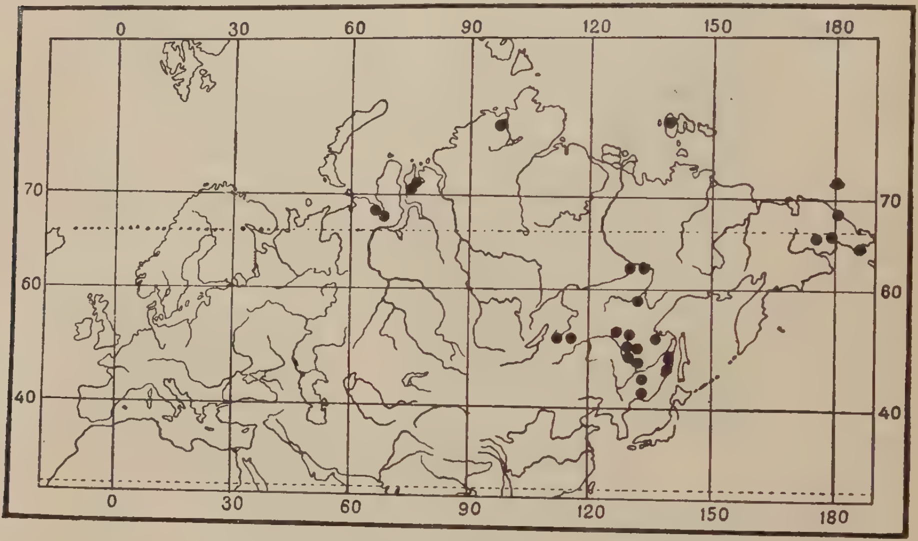


Рис. 6. Ареал *Sphagnum orientale* L. Savicz.

Яранга, пологий склон северной экспозиции, понижение в микрорельефе, ассоциация кустарничково-осоково-моховая, 5 VII 1951.

5. **Sphagnum teres** (Schimp.) Aongstr. Восточная тундра, в $12^1/_2$ км к северо-востоку от горы Уркей, сфагновое болото, ассоциация сфагново-осоковая, 31 VII 1951.

6. **Sphagnum orientale** Lyd. Savicz. Анадырь, склон увала северной экспозиции, кочкарная пушицевая тундра, на дернинках, вместе с *Campylium polygamum*, *Calliergon sarmentosum*, *Hylocomium splendens*, 16 VIII 1950. Азиатский вид, по предположению Л. И. Савич (1951), замещающий европейский *Sph. subsecundum*. (Рис. 6).

7. **Sphagnum perfoliatum** Lyd. Savicz. Анадырь, склон увала с кочкарной пушицевой тундрой, пятна суходольного заболачивания, пятнами, 21 VIII 1950.

Приводится впервые для восточной Азии. Самое восточное местонахождение этого редкого и чрезвычайно своеобразного вида, известного только из арктической западной Сибири. Это новое местонахождение значительно расширяет ареал вида.

Представляет большой интерес то, что и здесь вид не выходит за пределы арктической зоны, и то, что во всех обнаруженных местонахождениях ему сопутствует океанический вид *Sphagnum imbricatum* (рис. 7).

8. **Sphagnum lenense** H. Lindb. Марковский район: верховья р. Гребенки, речная терраса, травяно-моховое болото, ассоциация травяно-моховая, 25 VIII 1951; в 9 км от устья р. Еропол в юго-восточном направлении, пологий склон горы, в низине, кедровник кустарничково-лишайниковый, 13 VI 1951. Близ пос. Танюрер, материковый берег с кочкарной пушицево-лишайниково-кустарничковой тундрой с рединой кедровника, частые пятна, 11 IX 1950; со *Sph. balticum*, *Sph. magellanicum*, 10 IX 1950.

9. **Sphagnum obtusum** Warnst. Анадырь: северный склон увала, кочкарная, пушицево-кустарничковая тундра, среди кустов, 6 VIII 1950; 59—60 км от устья р. Лабазной — левый берег, в долине реки между

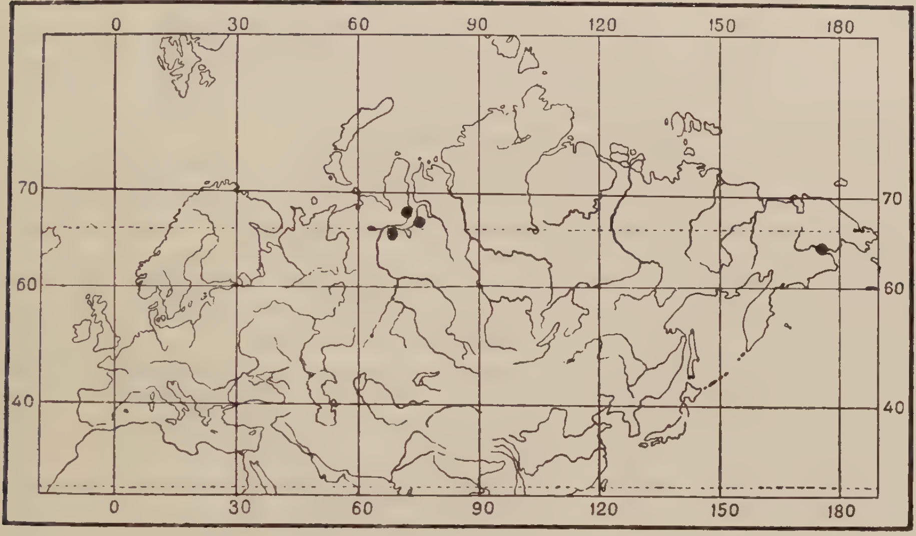


Рис. 7. Ареал *Sphagnum perfoliatum* L. Savicz.

кочек (среди *Salix pulchra* — *Betula exilix* — *Eriophorum vaginatum* — *Carex*), 10 VIII 1951; близ пос. Комбинат Анадырский на север от построек, подножье горы южной экспозиции, болото мохово-травяное, как примесь к *Polytrichum Jensenii*, 28 VIII 1950. Чаунский район, бассейн р. Пучевеем, в нижнем течении, левый берег, в воде, ассоциация ивняково-осоково-моховая, 23 VI 1951. Р. Танюрер, 10 IX 1950.

10. **Sphagnum balticum** Russ. Залив Креста, в районе Оловянная, низменная морская терраса, пушицево-осоковое кочкарное болото, сильно увлажненное, часто в мочежинах, вместе с *Sphagnum Warnstorfii*, 26 VII 1951. Анадырь, склон увала северной экспозиции, пятно в сухой кустарничковой тундре с ольхой, 16 VIII 1950. Близ пос. Танюрер, материковый берег с кочкарной пушицево-мохово-лишайниково-кустарничковой тундрой с рединой кедровника со *Sph. lenense*, *Sph. magellanicum*, 10 IX и 11 IX 1950.

11. **Sphagnum angustifolium** C. Jens. Восточная тундра, в районе устья р. Лабазной, левый берег, долина реки, часто, 10 VIII и 13 VIII 1951.

12. **Sphagnum fimbriatum** Wils. Залив Креста, в районе Оловянная, понижение на террасовом уступе склона, кустарничково-пушицевая тундра, часто, 22 VII 1951. Восточная тундра, бассейн р. Б. Анюй,

правый берег, в среднем течении, среди бугров в ложбинках, лиственичник кустарничковый злаково-разнотравный, 13 IX 1951. Марковский район, устье р. Энпинмевеем (приток Анадыря), ручей, увлажнение избыточное, почвы оглеенные, ассоциация кустарничково-травяная, 3 VII 1951.

13. **Sphagnum Cirgensohnii** Russ. Анадырь: уступы по склону невысокой сопки, в западине, часто, 21 VIII 1950; крутой склон с вечнозелеными кустарничками (*Rhododendron chryseum — Cassiope tetragona*), частые пятна, 23 VIII 1950; вдоль ручья на дне ложка́ с тающим снегом, пятна среди луговины, 23 VIII 1950; северный склон горы, кустарничково-пушицевая тундра по склону, мочежины между пушицевыми кочками-буграми, часто, 6 VIII 1950. Восточная тундра: р. Б. Анюй, правый берег в среднем течении, среди бугров в ложбинках, ассоциация — лиственничник кустарниково-злаково-разнотравный, 12 IX 1951; недалеко от устья по правому берегу р. Лабазной, в долине речки между кочек, 14 VIII 1951. Близ пос. Танюрер, материковый берег с кочкарной пушицево-мохово-лишайниково-кустарничковой тундрой с рединой кедровника, 11 IX 1950; в 9 км от устья р. Еропол, пологий склон горы, в низине, кедровник кустарничково-лишайниковый, 13 VI 1951.

14. **Sphagnum Warnstorfii** Russ. Залив Креста, в районе Оловянная, низменная морская терраса, пушицево-осоково-кочкарное болото, сильно увлажненное, часто в мочежинах, вместе со *Sphagnum balticum*, 26 VII 1951. Анадырь: склон увала, обращенный на север, кочкарная пушицевая тундра, редко пятнами, со *Sphagnum imbricatum*, 16 VIII 1950; северный заболоченный склон горы между кочковатыми буграми в мочежинах кустарничково-пушицево-осоковая кочкарная тундра, 6 VIII 1950; у тающего снежника на дне ложка́, в зоне питания снежными водами, пятна среди *Drepanocladus*, 23 VIII 1950. Восточная тундра, бассейн Б. Анюя, правый берег в среднем течении, среди бугров в ложбинках, лиственничник кустарниково-злаково-разнотравный, 12 IX 1951. Марковский район, вверх по р. Гребенке (правый приток Анадыря), пушицево-осоковое болото, часто, 25 VIII 1951. Бассейн Кейювеем, истоки реки, на юго-запад от горы Кукеней, пойма и мочежины вблизи ручья, ассоциация тальниковая со злаками, 30 VII 1951. Близ пос. Танюрер, материковый берег, кочкарная пушицево-мохово-лишайниково-кустарниковая тундра, с рединой кедровника, 10 IX и 11 IX 1950.

Сем. II. ANDREAEACEAE

15. **Andreaea alpestris** Schpr. Анадырский район, вблизи сопки Конус, на щебнистых обнажениях, крепко прикреплен к щебню, 8 VII 1951. Впервые для Азии.

16. **Andreaea paptillosa** Lindb. Залив Креста, горы по восточному берегу бухты Эгвекинот, вершина горы, в расщелине скалы, среди камней (гольцы), часто, 10 VIII 1951. Впервые для северо-востока Азии.

17. **Andreaea Blyttii** Br. et Sch. Залив Креста, горы по восточному берегу бухты Эгвекинот, каменистая россыпь на вершине горы, 600 м над ур. м., среди камней, 27 VIII 1951, ♀ — ♂. Второе местонахождение для восточной Азии, ранее приводилась Городковым (1939) с Чукотского полуострова, залив Провидения.

Сем. III. DITRICHACEAE

18. **Ceratodon purpureus** (Hedw.) Brid. Залив Креста, в районе бухты Оловянная, склон (борт) морской террасы в долину горной реки, обращенной на юг, мелкокустарниковая щебнистая тундра (*Dryas punc-*

tata+Cassiope tetragona+Oxyria digina), редко, 22 VII 1951 и 26 VII 1951. Чукотский район, близ пос. Красная Яранга, правый берег р. Вытяргвээм, на месте бывших яранг, луговинная тундра, 20 VI 1951.

Сем. IV. DICRANACEAE

19. **Oncophorus Wahlenbergii** Brid. Залив Креста, бухта Оловянная, морская терраса, пологий склон южной экспозиции, осоково-разнотравно-луговинная тундра, часто, 30 VII 1951; там же, низинная морская терраса, пушицево-осоковое кочкарное болото, сильно увлажненное, часто в мочежинах, 20 VII 1951. Анадырь: по крутому склону увала, в заросли *Rhododendron chryseum — Cassiope tetragona*, пятна с *Dicranum scoparium* var. *integrifolium*, 23 VIII 1950.

20 **Dicranum scoparium** Hedw. var. **integrifolium** Lindb. Анадырь: по крутому склону увала, заросль *Rhododendron chryseum — Cassiope tetragona*, пятнами, вместе с *Oncophorus Wahlenbergii*, 23 VIII 1950.

21. **Dicranum fuscescens** Turn. Залив Креста, в районе бухты Оловянная, низменная морская терраса, пушицево-осоковое кочкарное болото, сильно увлажненное, часто на кочках, 26 VII 1951.

22. **Dicranum congestum** Brid. Бассейн р. Кейювеем, истоки реки, на юго-запад от горы Кукуней, берег ручья с пологими склонами западной экспозиции, ассоциация тальниковая со злаками, 30 VIII 1951. Чукотский район, правый берег р. Вытягрвээм, вблизи пос. Красная Яранга, песчаные, хорошо задерненные отложения, луговинная тундра, довольно часто, 20 VI 1951.

23. **Dicranum spadiceum** Zett. Залив Креста, горы на восточном берегу бухты Эгвекинот, вершина горы, в расщелине скалы, среди голых камней, часто, вместе со *Scapania*, 10 VIII 1951.

24. **Dicranum elongatum** Schleich. Бассейн р. Кейювеем, истоки реки, на юго-запад от горы Кукуней, берег реки с пологими склонами западной экспозиции, ассоциация тальниковая со злаками, 30 VIII 1951. Анадырь: склон увала северной экспозиции, кочкарная пушицевая тундра, по дернинкам пушицы, мало, с примесью *Calypogeia Neesiana*, 16 VIII 1950. В 9 км от устья р. Еропол, пологий склон горы в низине, кедровник кустарниково-лишайниковый, 13 VI 1951.

Сем. V. POTTIACEAE

25. **Tortella tortuosa** (Hedw.) Limpr. Залив Креста, бухта Эгвекинот, в расщелине между крупными камнями, на склоне юго-восточной экспозиции, редко, с примесью *Lophozia quinquedentata*, 21 VIII 1951.

Сем. VI. GRIMMIACEAE

26. **Grimmia torquata** Hornsch. Залив Креста, горы по восточному берегу бухты Эгвекинот, на вершине горы, в расщелине скалы среди камней, часто, с примесью *Sphenolobus minutus*, 10 VIII 1951. Образец стерильный, но с выводковыми почками. Приводится впервые для Азии. (Рис. 8, 9).

27. **Rhacomitrium canescens** (Hedw.) Brid. Марковский район, окрестности пос. Новые Ваеги, хорошо дренированная надпойма р. Майн, ассоциация лиственично-березово-кустарниково-травяная, 21 VIII 1951; бухта Провидения, 1950.

28. **Rhacomitrium lanuginosum** (Hedw.) Brid. Залив Креста, горы по восточному берегу бухты Эгвекинот, на вершине горы, в расщелине скалы среди камней, часто, 10 VIII 1951. Анадырь: склон небольшой

Рис. 8. *Grimmia torquata* Hornsch. *1* — лист с наружной стороны; *2, 3* — верхушки листьев; *4* — клетки края верхней части листа; *5* — клетки средней части листа; *6* — клетки нижней части листа; *7* — клетки основания листа; *8* — поперечный разрез стебля. (Ориг.).

сопки, щебнистая, мелкозернистая тундра, редко, подушками, 17 VIII 1950.

Сем. VII. FUNARIACEAE

29. **Funaria hygrometrica** Hedw. Чукотский национальный округ, 1950—1951.

Сем. VIII. SPLACHNACEAE

30. **Tetraplodon mnioides** Hedw. Танюрер, 10 IX 1950 с *Ptilium crista-castrensis*.

31. **Splachnum ovatum** Hedw. Залив Креста, бухта Оловянная, низменная морская терраса, пушицево-осоковая кочкарная тундра, часто, с примесью *Splachnum vasculosum*, 26 VII 1951.

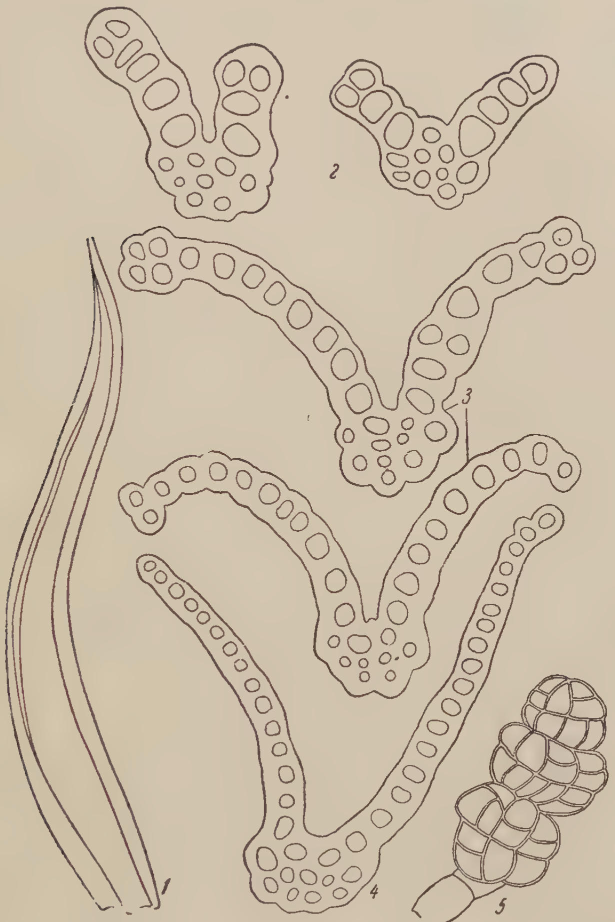


Рис. 9. *Grimmia torquata* Hornsch. *1* — вид листа сбоку; *2* — поперечные разрезы в верхней части листа; *3* — поперечные разрезы в средней части листа; *4* — поперечный разрез в нижней части листа; *5* — выводковое тело. (Ориг.).

32. **Splachnum vasculosum** Hedw. Залив Креста, бухта Оловянная, низменная морская терраса, пушицево-осоковая кочкарная тундра, как примесь к *Splachnum ovatum*, 26 VII 1951. Впервые для северо-востока Азии.

Сем. IX. BRYACEAE

33. **Webera** sp. Чукотский район, на юго-восток от пос. Красная Яранга, пологий склон к реке, на сухих ровных местах, кустарничково-осоково-моховая ассоциация, 7 VI 1951.

Сем. X. MNIACEAE

34. **Mnium cinclidioides** (Blytt.) Hüb. Залив Креста, бухта Оловянная, понижение на морской террасе, берег озера, осоково-сфагновое болото, сильно обводненное, обильно, 30 VII 1951. Марковский район, окрестности пос. Новые Ваеги, пойма р. Майн, лиственичник кустарниково-травяной, 21 VIII 1951.

35. **Mnium curvatulum** (Lindb.) Limpr. Марковский район, окрестности пос. Старые Ваеги, пойма р. Ваеги, в тополево-ивовой — кустарниково-трявяной ассоциации, с *Brachythecium salebrosum* и *Drepanocladus uncinatus*, 30 VIII 1951.

К *Mnium curvatulum* следует отнести образец В. Н. Васильева из бассейна Анадыря р. Осиновая в районе Усть-Белой. На коре гниющего тополя, 16 IX 1932, № 530, определенный как *Mnium rostratum* Schrad. (=*M. longirostre* Hedw.). Второе местонахождение для восточной Азии. Указывался ранее Линдбергом и Арнеллем (1890) для Нижней Тунгуски. Близок *Mnium medium*.

Видовая самостоятельность *M. curvatulum*, описанного Линдбергом, рядом авторов подвергается сомнению. Мёллер (Möller, 1926), а за ним Иенсен (Jensen, 1939) рассматривают этот вид как разновидность *M. medium* Br. eur. и в эту разновидность включают все другие арктические формы *M. medium* как синонимы. Так они поступают в отношении *M. medium* subsp. *boreale* Kindb., *Astrophyllum medium* var. *arcticum* Jens.

Изучение образцов и описаний этих таксономических единиц подтверждает справедливость их отождествления. Их объединяет не только сходство морфологических признаков, но и общая для них географическая и экологическая приуроченность к Арктике.

Однако это совершенно не оправдывает отрицания видовой обособленности *M. curvatulum*, который представляет собой устойчивую арктическую расу из круга *M. medium*.

Такой же круг экологически обособившихся рас по отношению к *M. affine* составляют *M. rugicum*, *M. Seligeri*, хотя у всех этих видов сходны общие конфигурации ареалов.

M. curvatulum — отчетливо выраженный арктический вид с почти циркумполярным ареалом, поскольку существующий разрыв в полярной области Северной Америки не вполне достоверен. *M. medium* — бореальный вид, который заходит в Арктику, но там редко встречается и в существенных чертах не теряет своих устойчивых видовых признаков. Таким образом, оба эти вида, встречаясь в Арктике, отличаются друг от друга наличием целого ряда характерных для них признаков. Больше того, некоторыми чертами своего строения *M. curvatulum* напоминает *M. longirostre* (syn. *M. rostratum* Schrad.), чего нельзя сказать о *M. medium*. Это сходство касается величины и притупленности зубцов у *M. curvatulum*, колленхиматической утолщенности клеток листа.

Основные разграничивающие признаки *M. medium* и *M. curvatulum* сводятся к следующему.

1. Листья сухие, слабо курчавые, широко и далеко низбегающие, шиповидно заостренные, кайма листа 3—5-рядная, зубчики 1—2-клеточные, длинные, крупные, острые, направлены вперед вверх. Ножка красная, вверху желтая. Устье не широкое, крышечка куполообразно-выпуклая, с носиком. Созревание V—VI . . . . *Mnium medium* Br. eur.

— Листья сухие, курчавые, слабо низбегающие, с коротким носиком, кайма листа 3-рядная, зубчики короткие, маленькие, тупые. Ножка бесцветная. Устье широкое, крышечка плоско конусовидная, без бородавочки. Созревание позже *M. medium* . . . . *Mnium curvatulum* (Lindb.) Limpr.

Привожу описание малоизвестного вида *M. curvatulum*. Растение значительно меньше *M. medium*. Листья сухие, курчавые, слабо низбегающие, обратнояйцевидные до округлых, с коротким кончиком. Край листа 3-рядный, зубчики маленькие, короткие, тупые. Двуполый. Ножка длинная и тонкая, бесцветная, сухая — желтая, старая — красная или краснобурая. Коробочка меньше и короче, чем у *M. medium* (примерно $^2/_3$), тонкокожистая, бледножелтая, блестящая, продолговато-цилиндрическая, слабо согнутая, с широким устьем, клетки экзотеция тонкостенные. Споры 27—35 μ. Крышечка плоско конусовидная, без бородавочки. Созревает позже *M. medium*. Восточная Сибирь, Енисейский район, Анадырский район, Швеция, Норвегия, Финляндия, Гренландия. (Рис. 10).

Все приведенные доводы, касающиеся устойчивости морфологических признаков в местах общего распространения *M. curvatulum* и *M. medium* и отличий в их ареалах говорят в пользу видовой самостоятельности *M. curvatulum* (Lindb.) Limpr. по отношению к *M. medium*. Отличия *M. curvatulum* от других видов этого рода не вызывают особых сомнений.

36. **Cinclidium subrotundum** Lindb. Анадырь, склон увала, обращенный на север, кочкарная пушицевая тундра, в мочежинах с водой как примесь к *Calliergon sarmentosum*, 16 VIII 1950. Впервые для восточной Азии.

Сем. XI. AULACOMNIACEAE

37. **Aulacomnium palustre** (Hedw.) Schwaegr. Залив Креста, в районе Оловянная, долина горной реки с песчано-галечниковыми отмелями, злаково-разнотравная луговинная тундра, 23 VII 1951.

38. **Aulacomnium turgidum** (Wg.) Schwaegr. Бассейн р. Танюрер: слабо холмистая тундра с *Ptilidium ciliare* и *Tomenthypnum nitens;* близ пос. Танюрер, материковый берег с кочкарной пушицево-мохово-лишайниково-кустарничковой тундрой с рединой кедровника со *Sphagnum Girgensohnii*, *Hylocomium splendens*, *Pleurozium Schreberi*, *Ptilidium ciliare*, 11 IX 1950. Марковский район, в районе пос. Ваеги, на правом берегу безыменной речки—левого притока р. Орловки, на северном пологом склоне холма, хорошо дренированная ассоциация кустарничково-травяная, 7 VIII 1951. Чукотский район, в 1500 м к юго-востоку пос. Красная Яранга, небольшие понижения в микрорельефе, ассоциация кустарничково-осоково-моховая, вместе с *Rhytidium rugosum*, 6 VI 1951.

Сем. XII. MEESIACEAE

39. **Meesia longiseta** Hedw. Марковский район, в районе пос. Ваеги на запад-северо-запад, водораздел рек Майн и Орловки, озеро у подножья южного склона холма, низкий берег, ассоциация осоково-сфагновая, спороносн., 18 VII 1951, ♀.

Сем. XIII. BARTRAMIACEAE

40. **Philonotis fontana** (Hedw.) Brid. Залив Креста, бухта Оловянная, морская терраса, слабо наклоненная, в камнях около ручья, 2 VIII

1951. Марковский район, вблизи пос. Еропол, ассоциация ивово-кустарничково-моховая, стерильн., с примесью *Hypnum arcuatum*, 1 IX 1951.

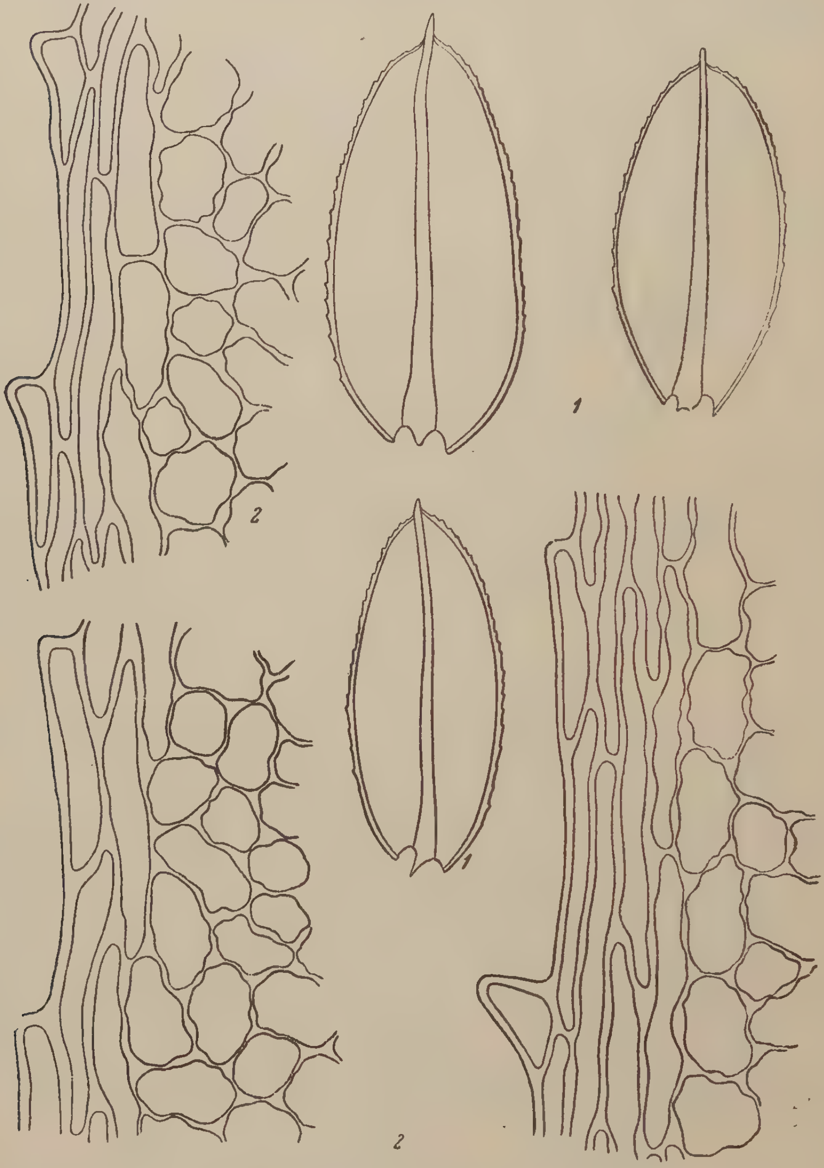


Рис. 10. *Mnium curvatulum* (Lindb.) Limpr. *1* — листья; *2* — края листьев. (Ориг.).

Сем. XIV. ORTHOTRICHACEAE

41. **Orthotrichum Killiassi** C. Muell. Водораздел между реками Крестовая и Кейнувеем, склон горы, в нижней части, с сильным увлажнением, ассоциация ивняковая с осоковым покровом (видимо на камне,— А. А.), спороносящее, 21 IX 1951. Впервые для восточной Азии.

Сем. XV. **THUIDIACEAE**

42. **Thuidium abietinum** (Schwaegr.) Br. et. Sch. Залив Креста, бухта Оловянная, долина горной реки с валунно-галечниковыми берегами и островами, злаково-разнотравная (альпийская) луговина, 21 VII 1951.

Сем. XVI. **AMBLYSTEGIACEAE**

43. **Campylium polygamum** (Br. et Sch.) J. Lange et C. Jens. Анадырь, склон увала северной экспозиции, кочкарная пушицевая тундра, на дернинках вместе с *Hylocomium splendens*, *Calliergon sarmentosum*, *Sphagnum orientale*, 16 VIII 1950.

44. **Calliergon cordifolium** (Hedw.) Kindb. Марковский район: верховье р. Энпинмевеем (правый приток Анадыря), у ручья, в условиях избыточного увлажнения, ассоциация травяно-моховая, часто, 24 VII 1951; вблизи пос. Еропол, низинное сырое место, ассоциация ивово-кустарничково-моховая, 1 IX 1951.

45. **Calliergon sarmentosum** (Wg.) Kindb. Залив Креста, бухта Оловянная, долина горной реки с песчано-галечниковыми отмелями, злаково-разнотравная луговинная тундра, 30 VII 1951. Анадырь, склон увала северной экспозиции, кочкарная пушицевая тундра, на дернинках вместе со *Sphagnum orientale*, *Campylium polygamum*, *Hylocomium splendens* и в мочежинах с *Cinclidium subrotundum*, *Lophozia quinquedentata*, 16 VIII 1950.

46. **Calliergon stramineum** (Brid.) Kindb. Залив Креста, бухта Эгвекинот, берег небольшого ручья вблизи русла по морской террасе, ассоциация осоково-моховая, 20 VIII 1951. Марковский район, верховье р. Энпинмевеем (правый приток Анадыря), у ручейка, почвы подзолистые, ассоциация травяная, 24 VIII 1951.

47. **Drepanocladus latifolius** (Lindb. et Arn.) Warnst. Танюрер, вместе с *D. revolvens*, 10 IX 1950. Самое северо-восточное местонахождение вида.

48. **Drepanocladus revolvens** (Turn.) Warnst. Танюрер, как примесь к *D. latifolius*, 10 IX 1950.

49. **Drepanocladus fluitans** (Hedw.) Warnst. Анадырь, северный склон горы, кустарничково-пушицевая кочкарная тундра, в мочежинах между пушицевыми кочками-буграми, часто, 6 VIII 1950.

50. **Drepanocladus exannulatus** (Br. eur.) Warnst. Анадырь, склон увала северной экспозиции, кочкарная пушицевая тундра, в мочежинах, 16 VIII 1950.

51. **Drepanocladus uncinatus** (Hedw.) Warnst. Залив Креста, горы по восточному берегу, бухта Эгвекинот, вершина горы, каменистая россыпь, 10 VIII 1951. Анадырь: у тающего снежника на дне лога, сплошной покров, 23 VIII 1950; дно долины ручья у тающего снега, на иловато-галечниковом берегу, пятнами на открытом грунте, 20 VIII 1950; северный склон увала, ассоциация ольховнико-кустарниково-моховая, 21 VIII 1950. Марковский район, окрестности пос. Старые Ваеги, пойма р. Ваеги, ассоциация тополево-ивовая кустарниково-травяная с *Brachythecium salebrosum* и *Mnium curvatulum*, 30 VIII 1951. Восточная тундра: бассейн Б. Анюя, левый берег в среднем течении, по берегу речушки, тальники древовидные злаково-разнотравные, 8 IX 1951; долина р. Лабазной, правый берег, ассоциация Salix pulchra — Arctagrostis — Carex, 13 VIII 1951.

D. uncinatus f. *longicuspis* Z. Smirn., бухта Провидения.

Сем. XVII. BRACHYTHECIACEAE

52. **Tomenthypnum nitens** (Hedw.) Loeske. Марковский район, верховье р. Гребенки (правый берег Анадыря), травяно-моховое болото, ассоциация кустарниково-травяно-лишайниковая, часто 25 VIII 1951.

53. **Brachythecium salebrosum** (Web. et Mohr) Br. et Sch. Марковский район, окрестности пос. Старые Ваеги, пойма р. Ваеги, ассоциация тополево-ивовая кустарниково-травяная, с примесью *Drepanocladus uncinatus*, *Mnium curvatulum*, 30 VIII 1951.

Сем. XVIII. ENTODONTACEAE

54. **Pleurozium Schreberi** (Brid.) Mitt. Залив Креста, бухта Оловянная, понижение на террасовидном уступе склона, кустарниково-пушицевая тундра, 22 VII 1951. Близ пос. Танюрер, материковый берег с кочкарной пушицево-мохово-лишайниково-кустарничковой тундрой, с рединой кедровника, 11 IX 1950; иногда в смеси с *Aulacomnium turgidum*, *Hylocomium splendens*, *Ptilidium ciliare*, 10 IX 1950.

Сем. XIX. HYPNACEAE

55. **Hypnum arcuatum** Lindb. В 500 м от нижнего течения р. Баранья на северо-восток, надпойменная терраса, ассоциация тополево-ивовая кустарничково-травяная, 13 IX 1951. Марковский район, вблизи пос. Еропол, низинные сырые места, ассоциация ивово-кустарничково-моховая, как примесь с *Philonotis fontana*, 1 IX 1951.

56. **Ptilium crista-castrensis** (Hedw.) De Not. Танюрер, как примесь к *Tetraplodon mnioides*, 10 IX 1950.

Сем. XX. RHYTIDIACEAE

57. **Rhytidium rugosum** (Hedw.) Lindb. Чукотский район, к юго-востоку от пос. Красная Яранга, небольшое понижение в микрорельефе, ассоциация кустарниково-осоково-моховая, как примесь к *Aulacomnium turgidum*, 6 VI 1951; там же, пологий склон к реке, в ровных местах без кочек, ассоциация кустарничково-осоково-моховая, 7 VI 1951.

Сем. XXI. HYLOCOMIACEAE

58. **Hylocomium splendens** (Hedw.) Br. et Sch. Анадырь, склон увала северной экспозиции, кочкарная пушицевая тундра, на дерниках вместе с *Campylium polygamum*, *Calliergon sarmentosum*, *Sphagnum orientale*, 16 VIII 1950. Танюрер, как примесь к *Pleurozium Schreberi*, *Aulacomnium turgidum*, *Ptilidium ciliare*, 10 IX 1950. Залив Креста, бухта Оловянная, морская терраса, слабо наклоненная в долину горной реки, ассоциация осоково-разнотравная, 9 VIII 1951.

Сем. XXII. POLYTRICHACEAE

59. **Pogonatum urnigerum** (Hedw.) P. B. Бухта Провидения, 1950.

60. **Polytrichum gracile** Sm. Левый берег р. Кейнувеем, в районе пос. Медвежки, ассоциация осоковая, 28 VIII 1951. Восточная тундра, бассейн Б. Анюя, левый берег в нижнем течении, берег озера, ассоциа-

ция кустарничково-разнотравно-злаковая на моховом покрове, 20 VI 1951. Самое северо-восточное местонахождение вида.

61. **Polytrichum piliferum** Hedw. Залив Креста в районе бухты Оловянная, склон морской террасы в долину горной реки, обращенный на юг, тундра мелкокустарничково-щебнистая, 9 VIII 1951, 22 VII 1951.

62. **Polytrichum hyperboreum** R. Br. Залив Креста, в районе бухты Оловянная, пологий склон морской террасы, обращенной в долину горной реки, ассоциация осоково-разнотравная, 9 VIII 1951. Чукотский район, пос. Красная Яранга, берег р. Ватагрвеем, ровная площадка без дернины, луговинная тундра, 25 VI 1951. Восточная тундра, бассейн Б. Анюя, правый берег в среднем течении, на сухих местах, ассоциация лиственнично-кедровниковая мохово-лишайниковая, 14 IX 1951.

63. **Polytrichum juniperinum** Hedw. Залив Креста, в районе бухты Оловянная, небольшая гривка, морская терраса, мелкокустарничковая щебнистая тундра, с примесью *Ceratodon purpureus*, 26 VII 1951.

64. **Polytrichum strictum** Sm. Анадырский район: в районе сопки Чировая (Вапанай), средняя часть невысокого камня, ассоциация ивняково-осоково-моховая, 6 VI 1951; долина р. Анадыря, пос. Чукотское, ассоциация лиственнично-кустарниково-лишайниковая, 8 IX 1951. Чаунский район, в районе пос. Усть-Чаун; водораздел рек Коневаам и Пынейвеем, гора Энмау, верхняя треть северо-восточного пологого, щебнисто-мелкоземистого, слабо увлажненного склона с пятнами каменистых россыпей, ассоциация мелкокустарничковая с мохово-лишайниковым покровом, 17 VI 1951.

65. **Polytrichum Jensenii** Hag. Близ пос. Комбинат Анадырский, подножье горы южной экспозиции, болото мохово-травяное со *Sphagnum obtusum*, 28 VIII 1950.

66. **Polytrichum fragile** Bryhn. Левобережье р. Майна, в районе пос. Ваеги, избыточное увлажнение, ассоциация кустарничково-моховая, 25 IX 1951. Второе местонахождение для восточной Азии.

В составе коллекции было обнаружено 75 видов, из них 9 печеночников, 14 сфагновых и 52 вида других листостебельных мхов. На основании таких неполных материалов еще трудно сделать какие-либо обобщения, но не исключена возможность некоторых сопоставлений.

А. И. Толмачев (1932, стр. 30) совершенно справедливо отметил что «освещение распространения целых групп растений в пределах Арктики, наряду с изучением распространения отдельных видов, может дать много важных данных для характеристики флор отдельных частей Арктической области».

В отношении распространения высших споровых и цветковых растений известно, что общность флоры, характерная для Таймырского побережья и арктической Якутии, в чукотском секторе Арктики уменьшается как следствие обогащения флоры этого района американо-берингийскими элементами (Тихомиров, 1948).

Точно так же известно, что в составе арктических флор преобладают арктические, аркто-альпийские, бореальные и субарктические виды.

Большинство приведенных здесь мхов относится к широко распространенным видам, которые только в первом приближении могут быть объединены в одну группу и названы бореальными видами.

К арктическим видам можно отнести *Polytrichum hyperboreum*, *P. fragile*, *Mnium curvatulum*, *Cinclidium subrotundum*, *Sphagnum perfoliatum*. К этой же группе принадлежат *Drepanocladus latifolius* и, повидимому, *Splachnum vasculosum*. В Арктике, но только в горных условиях, встречаются *Andreaea papillosa*, *A. Blyttii*.

Аркто-альпийскими видами являются *Andreaea alpestris*, *Dicranum elongatum*, *Tetraplodon mnioides*, *Splachnum ovatum*, *Grimmia torquata*, *Orthotrichum Killiasii*.

Macrodiplophyllum microdontum и *M. plicatum* (Городков, 1939, стр. 147) представляют своеобразную группу берингийских видов.

Такой небольшой и поверхностный обзор дает, однако, представление о том, что в составе арктической флоры мхов большое участие принимают мхи, широко распространенные в лесотундре, в лесной зоне и в горных лесах юга нашей страны. Некоторые из них, что характерно и для цветковых растений, представлены в Арктике близкими формами: *Hylocomium splendens* var. *alaskanum*, *Ceratodon purpureus* var. *rotundifolius*, *Dicranum Bergeri* var. *acutifolium*. Но даже таких видов известно все же немного, да и они часто имеют тождественные формы в горных районах. Это в определенной степени может быть объяснено недостаточной изученностью специфически арктических форм у встречающихся там видов.

В то же время нельзя пройти мимо фактов различной встречаемости в Арктике разных видов из этой группы. Так, виды рода *Rhytidiadelphus* редко встречаются в Арктике, более обычными же являются *Hylocomium splendens*, *Pleurozium Schreberi*; из рода *Dicranum* редко встречается *D. undulatum*, чаще *D. congestum*, *D. scoparium*; обычен *Ptilidium ciliare*.

В Арктике обычны мхи увлажненных и заболоченных местообитаний: *Tomenthypnum nitens*, виды рода *Calliergon*, *Drepanocladus*.

Таким образом, следует подчеркнуть, что общий перечень видов еще недостаточно определяет арктическую флору мхов, которой свойственно особое количественное соотношение видов, встречающихся в других зонах.

Известную специфическую окраску арктической флоре придают виды, вероятно, относительно недавно обособившиеся как арктические расы, например *Mnium curvatulum*, *Drepanocladus latifolius*, но с почти циркумполярным распространением. Среди цветковых такая группа видов представлена гораздо богаче.

Заметная неоднородность в пределах зоны намечается и во флоре мхов. Имеется группа видов с явно атлантическими, европейскими связями и группа видов с берингийскими, сибирскими связями. В основе такого обособления, вероятно, лежат связи с европейскими и азиатскими горными поднятиями, причем рубеж этих влияний, повидимому, проходит где-то в западной Сибири или на границе Западной и Восточной Сибири. Однако горными связями не исчерпывается своеобразие этого явления. Нельзя не учитывать в составе арктической флоры мхов океанических видов. Примером океанических, берингийских видов могут быть *Macrodiplophyllum microdontum*, *M. plicatum* и, может быть, *Sphagnum orientale*.

Некоторые роды мхов, как, например, *Cinclidium*, в отношении распространения и видового разнообразия обнаруживают определенное тяготение к северным широтам. Однако вряд ли можно считать, что этот своеобразный, хорошо отграниченный род арктического происхождения, особенно учитывая отсутствие эндемичных арктических родов из покрытосеменных растений. Против этого же свидетельствует и его близко родственные связи с *Mnium* — родом несомненно тропического происхождения.

В настоящее время высказанные соображения могут быть подкреплены только единичными примерами, и поэтому они должны рассматриваться только как чисто предварительные.

ЛИТЕРАТУРА

Борщовы Е. Г. и Г. Г.) Borszszow E. G. et G. G. Musci Taimyrenses, Boganidenses et Ochotenses, I, 2, 1856.

Васильев В. Н. Оленьи пастбища Анадырского края. Тр. Аркт. инст., Оленеводство, LXII, Л., 1936 (отд. оттиск).

Городков Б. Н. Геоботанический и почвенный очерк Пенжинского района Дальневосточного края. Тр. Дальневост. фил. АН СССР, I, 1935.

Городков Б. Н. Ботанико-географический очерк Чукотского побережья. Учен. зап. Педагог. инст. им. Герцена, XXI, Л., 1939.

Короткевич Л. С. Некоторые новые данные к дальневосточной флоре печеночных мхов. Ботан. матер. Отд. споровых раст. БИН АН СССР, VIII, 1952.

Лазаренко А. С. Листяні мохи Радянського Далекого Сходу. Бот. журн. АН УРСР, I, 3—4, 1940; II, 1, 1941; II, 2, 1941, II, 3—4, 1941—1945.

Савич Л. И. Флора торфяных мхов Камчатки. Л., 1932.

Савич Л. И. К флоре мхов Камчатки. Тр. Бот. инст. АН СССР, сер. 2, в. 2, 1934.

Савич Л. И. Сфагновые мхи бассейнов Анадыря и Пенжинской губы. Вестн. Дальневост. фил. АН СССР, 16, 1936.

Савич Л. И. Два новых вида сфагнов секции *Subsecunda* Schlieph. из СССР. Ботан. матер. Отд. споровых раст. БИН АН СССР, 7, 1951.

Савич-Любицкая Л. И. Сфагновые (торфяные) мхи. Флора споров. раст. СССР, I, Изд. АН СССР, 1952.

Сочава В. Б. О пятнистых тундрах Анадырского края. Тр. Полярн. комисс. АН СССР, 2, Л., 1930а.

(Сочава В. Б.) Soczawa V. Das Anadyrgebiet. Zeitschr. Gess. Erkunde zu Berlin, 7—8, 1930б.

Сочава В. Б. К истории флоры южной части азиатской Берингии. Бот. журн. СССР, т. 18, 4, Л.—М., 1933.

Тихомиров Б. А. К характеристике флоры западного побережья Таймыра. Петрозаводск, 1948.

Толмачев А. И. Флора центральной части восточного Таймыра. I. Тр. Полярн. комисс. АН СССР, 8, Л., 1932.

Тюлина Л. Н. О лесной растительности Анадырского края и ее взаимоотношениях с тундрой. Тр. Арктич. инст., XL, 1936. (отд. оттиск).

Arnell H. W. Zur Moosflora des Lena-Tales. Ark. f. Botanik, 13, 2, 1913.

Arnell H. W. Die Moose der Vega-Expedition. Ark. f. Botanik, 15, 5, 1917.

Arnell H. W. Lebermoose aus Kamtschatka. Hedwigia, 67, 1927.

Buch H. Die Scapanien Nordeuropas und Sibiriens, II. Soc. Sc. Fenn., Comment. Biolog., III, 1, Helsingfors-Berlin, 1928.

Evans A. W. Papers From the Harriman Alaska Expedition — 5. Notes on the Hepaticae collected in Alaska. Proc. Washington Acad. Sc., 2, 1900. (Also:Harriman Alaska, series 5, 1910).

Frye T. C. a. L. Clark. Hepaticae of North America, IV, 4, Washington, 1946.

Frye T. C. a. L. Clark. Hepaticae of North America, VI, 5, Washington,1947.

Jensen C. Skandinaviens Bladmossflora. København, 1939.

Kabiersch W. Studien über die ostasiatischen Arten einiger Laubmoosfamilien (*Mniaceae-Bartramiceae*), Hedwigia, 76, 1—2 (1936) 1937.

Lindberg S. O. et H. W. Arnell. Musci Asiae borealis, I. Lebermoose; II. Laubmoose. Svensk. Veten. Akad. Handl., 23, 5, 10, 1889—1890.

Mitten W. An enumeratio of all the species of musci and hepaticae recorded from Japan. Trans. Linn. Soc., ser. 2, Botany, 3, London (1890), 1891.

Möller H. Lövmossornas utbredning i Sverige X *Mniaceae*. Ark. f. Botanik, 21 A, 1, Stockholm, 1926.

Möller H. J. Die Laubmoose Kamtschatkas. Hedwigia, 67, 12, 1927.

Müller C. Musci Tschuctschici. Botan. Centralbl. 17, 1883.

Müller K. Monographie der Lebermoosgattung *Scapania* Dum. Nova Acta Leop.-Carol., LXXXIII, Halle, 1905.

Persson H. Some Alaska and Jukon bryophytes. Bryologist, 49, 1946.

Persson H. Studies in the bryophyte flora of Alaska-Jukon. Svensk Botan. Tidskr. XLIII, 2—3, 1949.

СОДЕРЖАНИЕ

Е. К. Косинская. К флоре пресноводных водорослей Новосибирских островов 5

Л. М. Зауер. К познанию водорослей растительных ассоциаций Ленинградской области 33

М. А. Литвинов, С. Я. Авербух и Н. Н. Барковская. Экспериментальные изыскания эффективных фунгицидных химических смесей, пригодных для пропитки технических пробковых прокладок 175

П. Н. Головин. Очерк грибной флоры Кара-Кумов 179

П. Н. Головин. Монографический обзор рода Leveillula Arnaud 195

П. Н. Головин. Материалы к монографии мучнисто-росяных грибов (семейство Erysiphaceae) в СССР (роды Arthrocladia, Podosphaera и Microsphaera) 309

Б. П. Васильков. Березовик — Krombholzia scabra (Fr.) Karst. — в СССР 367

Б. Л. Гутцайт, Е. Н. Моисеева, Л. И. Полчанинов, К. А. Рассадина, В. П. Савич и К. Ф. Успенский. О парфюмерных лишайниках. (К творческому содружеству между Отделом споровых растений Ботанического института АН СССР и парфюмерной фабрикой «Северное сияние») 385

А. Л. Абрамова. Монографический обзор семейства Meesiaceae в СССР 393

А. Л. Абрамова. Мхи северо-востока Азии 490

Утверждено к печати Ботаническим институтом им. В. Л. Камарова АН СССР

Технический редактор *Н. А. Кругликова*

Корректоры *А. И. Даниловский, В. Г. Любицкая* и *Л. М. Романова*

РИСО АН СССР № 3—37В. Подписано к печати 28/IX 1956 г. М-30480. Бумага 70×108/16. Бум. л. 16. Печ. л. 43.84. Уч.-изд. л. 42.07 + 1 вкл. (0.07 уч.-изд. л.)
Тираж 1600. Зак. 672. Цена 31 р. 15 к.

1-я тип. Издательства АН СССР. Ленинград, В. О., 9 линия, д. 12.